

00377



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
INSTITUTO DE BIOLOGÍA

EFFECTOS DE LA DISPONIBILIDAD DE LUZ Y AGUA
SOBRE LA TASA DE CRECIMIENTO Y EL PATRÓN
DE ASIGNACIÓN DE BIOMASA EN UNA ESPECIE
MEDICINAL: *Psacalium decompositum*
(ASTERACEAE).

T E S I S
QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(BIOLOGÍA AMBIENTAL)
PRESENTA:
MARTÍN HILARIO RIVERA

DIRECTOR DE TESIS: DR. ROBERT BYE BOETTLER

MEXICO, D. F.

NOVIEMBRE DEL 2004



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS COORDINACIÓN

UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

Ing. Leopoldo Silva Gutiérrez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Por medio de la presente me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 24 de mayo del 2004, se acordó poner a su consideración el siguiente jurado para el examen de Maestría en Ciencias Biológicas (Biología Ambiental) del alumno Hilerio Rivera Martín con número de cuenta 83365119, con la tesis titulada: "Efectos de la disponibilidad de luz y agua sobre la tasa de crecimiento y el patrón de asignación de biomasa en una especie medicinal: *Psacalium decompositum*(Asteraceae).", bajo la dirección del Dr. Robert Bye Boettler

Presidente:	Dra. Alma Delia Orozco Segovia
Vocal:	Dr. Victor Luis Barradas Miranda
Secretario:	Dr. Robert Arthur Bye Boettler
Suplente:	Dra. María del Pilar Huante Pérez
Suplente:	Dra. Margarita Collazo Ortega

Sin otro particular, quedo de usted.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F., a 31 de agosto del 2004

Dr. Juan José Morrone Lupi
Coordinador del Programa

c.c.p. Expediente del interesado

AGRADECIMIENTOS

Agradezco al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca otorgada durante la realización de los estudios del posgrado y a la Dirección General de Estudios Profesionales (DGEP) por la beca complementaria otorgada durante la realización de los mismos.

Este trabajo fue parte del proyecto “Agentes bioactivos vegetales de zonas áridas de America Latina” de los Grupos de Cooperación Internacional para el Estudios de la Biodiversidad el cual esta apoyado por la donación U01 TW 0036 del National Institute of Health, National Science Foundation, US Agency for International Development, y US Department of Agriculture, dirigido por Barbara Timmermann (Investigadora principal), Robert Bye y Rachel Mata (Investigadores co-principales por México).

El presente trabajo fue apoyado por la Comisión Nacional para la Biodiversidad (CONABIO) mediante el proyecto “Plantas Vasculares de la Sierra Tarahumara-Listado florístico,etnobotánico e histórico. Clave X006.

Miembros del Comité Académico

Presidente	Dra. Alma Delia Orozco Segovia
Vocal	Dr. Victor Luis Barradas Miranda
Secretario	Dr. Robert Arthur Bye Boettler
Suplente	Dra. Maria del Pilar Huante Pérez
Suplente	Dr. Margarita Collazo Ortega

A Jesús y Guadalupe por guiarme

A Lety, Gerardo y Julio porque son parte esencial de mi vida

A Tony con nostalgia

Mi sincero agradecimiento al Dr. Robert Bye por ser mi profesor y mi amigo, y por compartir sus conocimientos.

A la Dra. Alma Orozco por alentarme a seguir siempre adelante.

A la Dra. Pilar Huante, a la Dra. Margarita Collazo y al Dr. Luis Barradas por sus importantes sugerencias y aportes para mejorar la presente tesis.

A mis compañeros del Jardín Botánico: Lucero, Olimpia, Vicky, Edith, Roberto y Joel.

A la bióloga Delia Castro, por darme su apoyo y amistad incondicional.

Al M. en C. Francisco Basurto por la revisión de la tesis y por ser un amigo sincero

A la bióloga Myrna Mendoza por sus consejos y amistad

A mis padres Agustín y Aurora por darme la vida.

A mis hermanos: Angelita, Elodia, Ermila, Agustín, Manuel, Jesús Esperanza, Fernando, Ignacio, Carlos y Guadalupe porque son un aliciente para continuar.

A todos mis sobrinos porque espero lo mejor de ellos.

A mis Suegros Julio y Ana Maria, y mis cuñados Eliza, Liliana, Daniel y Javier por todo el apoyo que me brindan diariamente.

INDICE

	Página
AGRADECIMIENTOS	I
RESUMEN	VI
1. INTRODUCCIÓN	1
1.1 Importancia medicinal de <i>Psacalium decompositum</i>	1
1.2 problemática actual de la especie	1
1.3 Hipotesis	2
1.4 Objetivos	2
2. ANTECEDENTES	3
2.1 Crecimiento	3
2.2 Procesos involucrados en el crecimiento de las plantas	3
2.3 Factores que afectan el crecimiento	4
2.4 Nutrientes	5
2.5 Luz	6
2.6 Agua	7
2.7 Respuesta de las plantas a variaciones ambientales	8
2.8 Fenología y crecimiento de las raíces	8
2.9 Análisis de crecimiento	9
3. DESCRIPCIÓN DE LA ESPECIE	10
4. DESCRIPCIÓN DE LOS SITIOS DE MUESTREO	11
5. LOCALIZACIÓN GEOGRÁFICA	12
5.1 Humira	13
5.2 Rocheachic	13
6. MATERIALES Y MÉTODOS	14
6.1 Colecta de semillas	14
6.2 Germinación	14
6.3 Cosechas	15
6.4 Producción de biomasa	16
6.5 Análisis de crecimiento	16
6.6 Análisis estadísticos	20
7. RESULTADOS	21
7.1 Invernadero I	21
7.1.1 Producción de biomasa	21
7.1.2 Tasa relativa de crecimiento (TRC)	21
7.1.3 Tasa de asimilación neta (TAN)	21
7.1.4 Proporción de área foliar (PAF)	22
7.1.5 Proporción de área foliar (AFE)	22
7.1.6 Índice de peso foliar (IPF)	22
7.1.7 Índice de peso de la raíz (IPR)	22
7.1.8 Proporción raíz/fronda (R/F)	23

7.1.9	Variables de crecimiento de la raíz	23
7.1.9.1	Tasa relativa de crecimiento de la raíz (TRCr)	23
7.1.9.2	Tasa de crecimiento de la longitud de la raíz (TRClr)	23
7.1.9.3	Longitud específica de la raíz (LER)	23
7.2	Invernadero II	34
7.2.1	Producción de biomasa	34
7.2.2	Tasa relativa de crecimiento (TRC)	34
7.2.3	Tasa de asimilación neta (TAN)	34
7.2.4	Proporción de área foliar (PAF)	36
7.2.5	Proporción de área foliar (AFE)	36
7.2.6	Índice de peso foliar (IPF)	36
7.2.7	Índice de peso de la raíz (IPRp)	36
7.2.8	Índice de peso de la raíz (IPRa)	36
7.2.9	proporción raíz/fronda (R/F)	37
7.3	Variables de crecimiento de la raíz	37
7.3.1	Tasa relativa de crecimiento de la raíz principal (TRCrp)	37
7.3.2	Tasa relativa de crecimiento de la raíz adventicia (TRCra)	37
7.3.3	Tasa de crecimiento de la longitud de la raíz principal (TRClrp)	38
7.3.4	Tasa de crecimiento de la longitud de la raíz adventicia (TRClra)	38
7.3.5	Longitud específica de la raíz principal (LERp)	38
7.3.6	Longitud específica de la raíz adventicia (LERa)	38
8.	DISCUSIÓN	50
9.	DISCUSIÓN GENERAL	63
10.	CONCLUSIONES	64
11.	BIBLIOGRAFÍA	65

RESUMEN

Se evaluaron los efectos de la luz y la disponibilidad de agua sobre la tasa de crecimiento y el patrón de asignación de biomasa en plántulas de *Psacalium decompositum* crecidas en invernaderos con diferentes condiciones ambientales. Se aplicaron los siguientes tratamientos de disponibilidad de luz y agua: (luz+/agua+), (luz+/agua-), (luz-/agua+) y (luz-/agua-). Se realizaron dos experimentos en los años (2002 y 2003), en el primero se efectuaron cosechas a los 60 y 90 días, y en el segundo a los 30/60 y 90 días de edad.

La biomasa, la tasa relativa de crecimiento (TRC), las variables de crecimiento (TAN, PAF, AFE, IPF, IPR) y la proporción raíz/fronda (R/F) se determinaron mediante cosechas mensuales.

La mayor producción de biomasa y la TRC más alta correspondieron a la etapa inicial de crecimiento de las plántulas de ambos invernaderos, y se relacionaron de manera significativa con el tratamiento de mayor disponibilidad de luz. Las variables de crecimiento variaron significativamente entre los tratamientos de luz. La disponibilidad de agua no afectó significativamente a las variables de crecimiento de las plántulas del invernadero I. Sin embargo la menor disponibilidad limitó significativamente la biomasa de las plantas del invernadero II, esto se relacionó con las temperaturas de dicho invernadero, las cuales fueron más elevadas que las del invernadero I. Las raíces de las plántulas de *P. decompositum* fueron menos sensible a los efectos de los tratamientos tanto de luz como de disponibilidad agua que la fronda, lo cual se reflejó en la menor variación de los porcentajes de cambio de todas las variables de crecimiento. La variable que mejor se correlacionó con la TRC en las plántulas de ambos invernaderos fue la TAN, lo que explica la importancia de la capacidad fotosintética de las hojas en las primeras etapas de crecimiento. El patrón de asignación de biomasa de las plantas de ambos invernaderos varió entre los tratamientos, y pareció estar relacionado con modelos estacionales de crecimiento. La TRC de *P. decompositum* fue baja en todos los tratamientos, por lo que se consideró una especie de lento crecimiento.

SUMMARY

The effects of light and availability water were evaluated on growth rate and the pattern of biomass partitioning in seedling of *Psacalium decompositum* grown in hothouses with different environmental conditions. The following treatments of availability of light and water were applied: (light+/water+), (light+/water-), (light-/water+) and (light-/water-). They were carried out two experiments in the years (2002 and 2003), in the first one crops were made to the 60 and 90 days, and in the second to the 30/60 and 90 days of age.

The biomass, relative growth rate (RGR), growth parameters (NAR, LAR, SLA, LWR, RWR) and root/shoot ratio (R/S) they were determined by means of monthly crops.

The biggest biomass production and the highest RGR corresponded to the initial stage of growth of seedling of both hothouses, and they were related in a significant way with the treatment of more availability light. The growth parameters varied significantly among the treatments of light. The water availability didn't affect to the growth parameters of the seedling of hothouse I significantly. However the smallest availability limited the biomass of the plants of hothouse II significantly, this was related with the temperatures of this hothouse, which were higher than those of the hothouse I. The seedling roots of *P. decompositum* went less sensitive to the effects to both treatments of light and availability water than frond, which was reflected in the smallest variation in the change percentages of all growing parameters. The variable that better it was correlated with the RGR in the seedling of both hothouses it was the NAR, it explains the importance of the photosynthesis capacity of the leaves in the first stages of growth. The pattern of biomass partitioning of the plants of both hothouses varied among the treatments, and it seemed to be related with seasonal models of growth. The *P. decompositum* RGR was low in all the treatments, for what was considered a slow growing specie.

INTRODUCCIÓN

La sobreexplotación de especies vegetales para uso medicinal tanto a nivel de medicina popular como con fines de comercialización ha propiciado que las poblaciones silvestres de diversas especies se encuentren amenazadas o reducidas. Un ejemplo lo representa *Psacalium decompositum*. Las raíces frescas y secas de ésta especie son preparadas en decocción para el tratamiento de la diabetes y en extractos alcohólicos para los dolores reumáticos. (Alarcón-Aguilar et al. 1997, Bye 1986, Inman *et al.* 1996, Linares y Bye 1987). En la Sierra Tarahumara *P. decompositum* ha sido sujeta a extracción intensiva para abastecer su demanda en mercados nacionales e internacionales; como consecuencia las poblaciones locales continúan sujetas a sobrecolecta e incluso algunas se encuentran extintas (Linares y Bye 1987) . Dicha especie es una hierba perenne perteneciente a la familia Asteraceae; forma parte del complejo de plantas medicinales denominada “matarique” donde es la especie dominante (Linares y Bye 1987). Ante la problemática actual de *P. decompositum* otras especies menores del complejo como *P. peltatum*, *P. sinuatum*, *P. radulifolium* y *P. palmeri* están empezando a usarse como substitutos. Los estudios sobre las características del crecimiento de las especies vegetales son indispensables para los programas de restauración y su cultivo. A partir de ellos se pueden conocer las respuestas sobre los mecanismos de adaptación de las plantas ante diferentes condiciones ambientales (Grime y Hunt 1975), por lo que podrían ser la solución a problemas concretos tales como la extinción de especies útiles, regeneración de poblaciones amenazadas o conservación *in situ* de estas (Bye, 1983).

HIPÓTESIS

- Las plantas crecidas en condiciones de mayor disponibilidad de luz y agua producirán mayor biomasa que las crecidas en condiciones de menor disponibilidad de estos recursos.
- Las condiciones de menor disponibilidad de agua afectarán negativamente el crecimiento de las raíces de *Psacalium decompositum*.
- Las condiciones contrastantes en la disponibilidad de luz y agua causarán variaciones en la tasa relativa de crecimiento de *P. decompositum*.

OBJETIVO GENERAL

- Evaluar el crecimiento de plántulas de *Psacalium decompositum* en diferentes condiciones de luz y disponibilidad de agua en condiciones de invernadero.

OBJETIVOS PARTICULARES

- Evaluar y comparar los efectos de la disponibilidad de luz (luz y sombra) y agua (capacidad de campo y 50 % de capacidad) sobre la biomasa y el crecimiento en plántulas de *P. decompositum*.
- Evaluar los patrones de asignación de biomasa en plántulas bajo diferentes condiciones de disponibilidad de luz y agua.
- Describir el desarrollo de la raíces de plántulas bajo condiciones contrastante de luz y agua en diferentes períodos de tiempo.

ANTECEDENTES

Crecimiento

El crecimiento en las plantas se caracteriza por el incremento en biomasa a través del tiempo, el cual se ve reflejado principalmente en el tamaño, frecuentemente en forma, y ocasionalmente en número de estructuras (Hunt 1990; Lambers *et al.* 1998) y es el resultado de acuerdo a Marshall y Porter (1991) del balance entre el suministro y la demanda de recursos. La habilidad de las especies para acumular o producir biomasa está en función de su capacidad fotosintética y del modelo de distribución de los fotosintatos y nutrientes a las diferentes estructuras que las componen, esto de acuerdo a Geiger y Servaites (1991), está determinado genéticamente. Las especies de plantas pueden diferir considerablemente en la producción de biomasa. Esto puede ser causado por diferencias en el peso de la semillas, en la duración del período de crecimiento o bien puede estar relacionado a condiciones ambientales (Poorter y Remkes 1990). Es esencial para el crecimiento y sobrevivencia de las especies, que éstas presenten habilidad para mantener la biomasa que producen sobre todo cuando se encuentran bajo condiciones de estrés (Chapin 1980).

Procesos involucrados en el crecimiento de las plantas

Los procesos centrales involucrados en el crecimiento de las plantas son la fotosíntesis y la respiración. La fotosíntesis es el proceso biológico mediante el cual las plantas y los microorganismos fotosintetizadores obtienen biomasa. Básicamente está constituida por una fase de transducción de energía y otra fase de síntesis. En la primera fase (fase luminosa), la energía electromagnética correspondiente al espectro de luz visible es convertida en energía bioquímica ATP y NADPH, fundamentales para los procesos metabólicos, además en esta fase se libera el oxígeno (O_2) como producto de la fotólisis del agua; en la segunda fase (fase oscura), el dióxido de carbono (CO_2) es fijado en la ribulosa 1,5-difosfato iniciándose así la síntesis de la glucosa, este proceso anabólico requiere la participación del ATP y NADPH producidos en la fase luminosa (Loik y Holl 1999).

Aproximadamente el 90% del peso seco de las plantas se origina de productos fijados durante la fotosíntesis por lo que no es sorprendente que éste proceso influya en la

variación del crecimiento de las plantas (Poorter *et al.* 1990). La eficiencia fotosintética de una planta es la proporción de la energía solar que es convertida en biomasa. Dicha eficiencia depende de la actividad fotosintética de las hojas individuales, se ha reportado que las hojas que crecen a la sombra tienen menor eficiencia en comparación con aquellas que crecen en mayor intensidad (Pandey y Sinha 1979).

Se ha comprobado en diferentes especies que la máxima eficiencia se logra entre los primeros 10 y 20 días después de la germinación disminuyendo progresivamente con la edad (Ashton y Berylin 1994). La actividad fotosintética además posee un óptimo de temperatura, que fluctúa entre los 20 y 25 °C, disminuyendo rápidamente por debajo de los 10 °C.

Factores que afectan el crecimiento

Grime (1982) define el estrés como cualquier factor que limita o afecta la producción de biomasa en las plantas por ejemplo: agua, luz y nutrientes. Adicionalmente, el estrés en las plantas puede deberse también a daños fisiológicos que afectan el metabolismo (Chapin 1991). Estos factores pueden modificar las tasas y balances de procesos fisiológicos tales como la fotosíntesis, respiración, absorción de nutrientes y translocación de fotosintatos (Lambers *et al.* 1998).

La respuesta de las plantas al grado de disponibilidad de recursos en muchas ocasiones se puede predecir, debido a que éstas involucran cambios compensatorios tanto fisiológicos como morfológicos encaminados a maximizar la adquisición de éstos (Chapin 1991, Hart 1988). Por ejemplo, una de las mejores respuestas evolutivas de la mayoría de las especies a la escasez de recursos que limitan el crecimiento (agua, nutrientes, luz) ha sido la tasa de crecimiento lento que éstas presentan (Grime y Hunt 1975).

Acerca del crecimiento de las plantas se han postulado los siguientes principios: a) que muchas, si no es que todas las plantas, crecen más rápidamente en ambientes productivos controlados que en sus hábitats naturales, b) que las especies y poblaciones difieren en las condiciones que requieren para un óptimo crecimiento y, c) que incluso bajo condiciones

óptimas, algunas especies de plantas no tienen el potencial de crecimiento rápido (Grime y Campbell 1991). Esto sugiere que el potencial de las tasas de crecimiento de las plantas varía en relación a la productividad de los hábitats naturales a los que han sido adecuadas por la selección natural (Grime, 1982).

Nutrientes

La disponibilidad de nutrientes es una de las mayores determinantes ambientales que afectan la productividad de los ecosistemas (Chapin 1991). Un rasgo distintivo que caracteriza a la vegetación que crece en suelos deficientes en nutrientes es que las especies presentan tasas de crecimiento particularmente lentas. La mayoría de este tipo de especies invierte la mayor parte de los recursos en la producción de defensas químicas y la mayoría de la biomasa la asignan a las raíces; sin embargo cuando se crecen en suelos fértiles la asignación de biomasa a las raíces es menor aunque la tasa de crecimiento no varíe (Robinson 1991).

Además una ventaja de las bajas tasas de producción de biomasa en una especie que crece en suelos poco fértiles o improductivos es que durante los periodos del año en los que los nutrientes minerales son más fácilmente obtenibles, es posible que la captación exceda la tasa de utilización, permitiendo la acumulación de reservas (Chapin 1991).

Chapin (1980) y Grime (1982) han predicho que las plantas adaptadas a sitios infértiles generalmente acumulan los nutrientes en tejidos de vida larga como el sistema radicular, además de presentar poca plasticidad morfológica y pocos cambios en sus características de lento crecimiento y tasa bajas de absorción.

En contraste, las especies adaptadas a sitios ricos en nutrientes, sostienen tasas de crecimiento rápidas, mayor producción de biomasa y tasas altas de absorción de nutrientes. Sin embargo dichas características son afectadas cuando estas especies crecen en sitios pobres de nutrientes, y como mecanismo para maximizar la absorción de nutrientes asignan más cantidad de biomasa a las raíces mediante ajustes de plasticidad morfológica; exhiben

además mayor área foliar específica en comparación con las de ambientes infértiles (Grime 1982, Garnier 1991).

Luz

La disponibilidad de luz puede afectar el crecimiento de las plantas, de acuerdo a su naturaleza e intensidad (Lambers et al. 1998). Las especies que crecen bajo luz limitada incrementan la asignación de recursos hacia las hojas y tallos a expensas de la producción de raíz. La respuesta de las plantas a este tipo de estrés depende del intervalo en el que se encuentra disponible (Bloom et al. 1985).

La poca disponibilidad de luz generalmente reduce la entrada de nutrientes tanto por reducción de la proporción raíz-vástago como por la reducción del potencial de las raíces para absorber nutrientes. El efecto de la intensidad de la luz sobre la entrada de nutrientes es más fuerte cuando la luz limita el crecimiento. Pero cuando el crecimiento de las plantas está regulado por los propios nutrientes, la entrada de éstos a la raíz es relativamente insensible a la luz (Grime y Campbell 1991, Chapin 1991).

Las características de los doseles de la vegetación para absorber y reflejar la luz, propician que la intensidad, dirección y calidad de la radiación varíe de acuerdo al tipo de hábitat (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1989). Esto se relaciona con la capacidad de las plantas para producir biomasa, sin embargo existe un amplio rango de respuestas de las plantas a la luz. De acuerdo con Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia (1989) y Grime y Campbell (1991), el éxito de algunas especies para establecerse principalmente árboles, depende de su habilidad para competir por la luz, al contrario, en otras especies, sobre todo herbáceas, el éxito para su establecimiento depende de su tolerancia a la sombra y no tanto de su habilidad para competir por la luz.

Una de las principales características de las plantas que crecen a la sombra es la de producir menos biomasa en comparación con aquellas que crecen a la luz, dichas plantas retienen los fotosintatos en el vástago a expensas del crecimiento de la raíz, desarrollan entrenudos y pecíolos más largos y producen hojas más grande y delgadas. Sin embargo las especies

difieren de una manera considerable con respecto a la magnitud y ritmo de esas diversas respuestas.

La capacidad de respuesta de las plantas a determinadas condiciones de sombra, también llamada plasticidad fenotípica (Crick y Grime 1987) , es más patente en especies que crecen en hábitats no sombreados, mientras que las especies tolerantes a la sombra exhiben un grado de menor respuesta (Grime 1982).

Hunt y Nicholls (1986) encontraron que diversas especies de herbáceas que crecen en sombra presentan tasas relativas de crecimiento consistentemente bajas, al igual que sus tasas respiratorias.

Otra característica de muchas especies que crecen a la sombra es la escasez de floración y producción de semillas en condiciones de poca iluminación como por ejemplo: *Psacalium decompositum* (Hilerio 2001) y *Panax ginseng* (Mei Liu *et al.* 1993). donde la floración está generalmente restringida a plantas expuestas a la luz solar en los márgenes o claros del bosque.

Agua

El agua es un recurso esencial tanto para el metabolismo como para la vida misma de las plantas. A nivel de toda la planta, el agua es el principal transportador de sustancias entre sus órganos y tejidos. Toda limitación en la disponibilidad de agua se conoce con el nombre de estrés hídrico (Schulze 1991) y afecta casi todas las funciones de las plantas, tanto en la habilidad de las hojas para asimilar bióxido de carbono como en la capacidad de las raíces para absorber nutrientes.

La poca disponibilidad de agua puede afectar el crecimiento de las plantas indirectamente, debido a que altera la movilidad y entrada de nutrientes hacia las raíces, altera también los niveles y la naturaleza química de hormonas como por ejemplo ácido absicico. La proporción raíz/vástago de igual manera se ve afectada, coincidentemente incrementa la superficie del área radical para la asimilación de nutrientes; sin embargo la entrada

potencial hacia las raíces que se producen durante el estrés hídrico es generalmente baja en comparación con aquellas raíces sin estrés (Schulze 1991, Chapín 1991).

Un sinnúmero de especies perennes que se desarrollan en hábitats que experimentan periodos de sequía prolongados, y que tienen poco acceso a la humedad del suelo, presentan características adaptativas que les permiten tolerar dichas restricciones y sobrevivir de esta manera a los periodos de poca disponibilidad de agua (Chapin 1991). Los ejemplos más patentes son las suculentas, que almacenan agua en las hojas, las especies esclerófilas, como algunos encinos perennes o bien las estructuras subterráneas que forman muchas herbáceas perennes de bosques templados (Grime 1982).

Respuesta de las plantas a variaciones ambientales

Las plantas a lo largo de su evolución han desarrollado mecanismos que les permiten tolerar y superar las condiciones ambientales adversas (falta de agua, altas y bajas temperaturas, escasez de nutrientes, depredación). Entre los mecanismos adquiridos se encuentra la plasticidad, la cual es definida como una medida de la cantidad o proporción en que la expresión de las características de la forma cambian por efecto de la variación ambiental (Crick y Grime 1987).

La plasticidad es un mecanismo que favorece a las especies ante condiciones heterogéneas, lo que hace que éstas respondan positivamente a la selección natural, definida como la preservación de las variaciones útiles y la eliminación de las nocivas. Lo anterior manifiesta que la plasticidad juega un papel importante en el comportamiento de las plantas ante condiciones favorables o adversas, lo cual repercute en el éxito o la extinción de las especies (Grime et al. 1986).

Fenología y crecimiento de raíces

Las raíces además de realizar la función de anclaje y soporte de las plantas, efectúan otra importante función que es la adquisición de recursos del suelo. La optimización de estas funciones es determinada por la compleja anatomía de las raíces (Fitter 1991, grime et al. 1986).

La fenología, el crecimiento y desarrollo del sistema de raíces que presenta una planta se encuentra controlado tanto por características genéticas como por las condiciones ambientales donde las especie crecen (Mei Liu et al. 1993).

Zobel (1975) sugiere que aproximadamente el 30 % del genoma de las plantas esta involucrado en el crecimiento y desarrollo de las raíces. Sin embargo, las características tales como las condiciones del suelo y los cambios estacionales pueden tener efectos directos sobre el crecimiento de éstas (Mei Liu et al. 1993).

El sistema de raíces puede exhibir diferencias en las características de crecimiento tanto inter. como intra específicamente, por lo que se han propuesto diferentes sistemas de clasificación basados principalmente en la anatomía de la raíz principal y de las raíces adventicias. Algunos otros como el de Fitter (1991) utilizan programas de computación basándose en características arquitectónicas como son la topología, la longitud, el radio de enlaces y los ángulos de ramificación, a dicho sistema se le denominó “herringbone”.

Análisis de crecimiento

El crecimiento en las plantas puede ser analizado en términos de incremento de biomasa total y la asignación de ésta entre los diferentes órganos involucrados en la adquisición de recursos tanto por arriba como por debajo del suelo (Grime 1982).

El análisis de crecimiento es una herramienta utilizada para realizar evaluaciones cuantitativas del crecimiento de una especie como respuesta a diferencias en la disponibilidad de recursos en términos comparativos intra e interespecíficamente (Hunt 1990). Provee información relevante sobre el funcionamiento de las especies en un ambiente determinado, ello conlleva a la posibilidad de conjeturar sobre que factores causan que algunas de estas especies presenten tasas de crecimiento rápidas en comparación con otras (Grime 1982, Poorter y Remkes 1990).

El análisis de crecimiento se basa en una serie de variables que permiten entender con detalle el crecimiento de una especie como proceso fisiológico. La tasa de asimilación neta y el área foliar son las variables más comúnmente utilizados como directrices del análisis (Hunt 1990).

La tasa de asimilación neta (TAN) constituye una variable de crecimiento propuesta para reducir la deriva ontogénica inherente a la tasa relativa de crecimiento (TRC). En sentido general la TAN representa un reflejo de la eficiencia productiva de las plantas, estimado en base a un componente de funcionamiento relativamente constante como es el área foliar (Hunt 1990). El área foliar producida en numerosos casos determina la TRC de las especies.

DESCRIPCIÓN DE LA ESPECIE *Psacalium decompositum*

Basada en Pippen (1968) y observaciones de campo Hilerio (2001)

Hierba de 0.90 a 1.20 metros de altura, monoica, perenne, subcaposa. Raíces fasciculadas verticales. Tallo anguloso y subleñoso, la unión del tallo y rizoma está cubierta por un mechón de pelos amarillos. Hojas basales, 2 ó 4; de 20 a 30 cm de largo por 12 ó 27 cm de ancho, pecioladas. Hojas caulinas pinnatisectas. La inflorescencia paniculiforme o corimbiforme, de 11 a 20 cm de largo y de 12 a 22 cm de ancho. Las brácteas del involucre densamente pubescentes. Flores (5-)6-7(-8) monoicas de color blanco formando distintos grupos que parten del tallo a una misma altura; corola blanco amarillenta. Frutos aquenios elipsoidales de 4 a 5 mm de largo y de 2 a 3 mm de ancho, de color gris pardo (Grey-Brown 199A) con peso aproximado de 0.0037 a 0.005 g., vilano de 4 a 7 mm de largo.

DESCRIPCIÓN DE LOS SITIOS DE MUESTREO

Humira - Pertenece al municipio de Guachochic, Chihuahua, se localiza a los 27° 25' 50'' N y 107° 29' 16'' W, a una altitud de 1825 m. (Fig. 1). El tipo de vegetación corresponde a un bosque de pino-encino representado en el estrato arbóreo por las siguientes especies: *Juniperus* sp., *Quercus* spp., *Pinus ayacahuite*, *Pinus arizonica*, *Populus tremuloides*; el arbustivo por *Barkleyanthus salicifolius* y *Arctostaphylos pungens*; finalmente el herbáceo por los géneros *Monarda*, *Helianthemum*, *Gentianopsis*, *Psacalium*. El tipo de suelo de acuerdo con el sistema de clasificación de suelos (USDA 1975) (Bye 1983) corresponde a un Aridisol, el cual es un suelo mineral caracterizado por su sequedad durante más de seis meses al año, presenta horizontes pedogénicos con reducida lixiviación natural, presenta además una pequeña capa de materia orgánica. La zona se encuentra al margen de un arroyo (ca. 10-20 m) dentro de un fragmento de bosque rodeado por campos de cultivo (Fig. 2A).

Rocheachic - Pertenece al municipio de Guachochic, Chihuahua, se localiza a los 27° 08' 16.7'' N y 107° 09' 25.6'' W, a una altitud de 2275 m. (Fig. 1). El tipo de vegetación corresponde a un bosque de pino en recuperación, representado de manera abundante por especies del género *Juniperus*, con árboles de 2 a 3 m. El suelo es color rojo y medianamente profundo. La zona se encuentra impactada por actividades pecuarias (Fig. 2B)

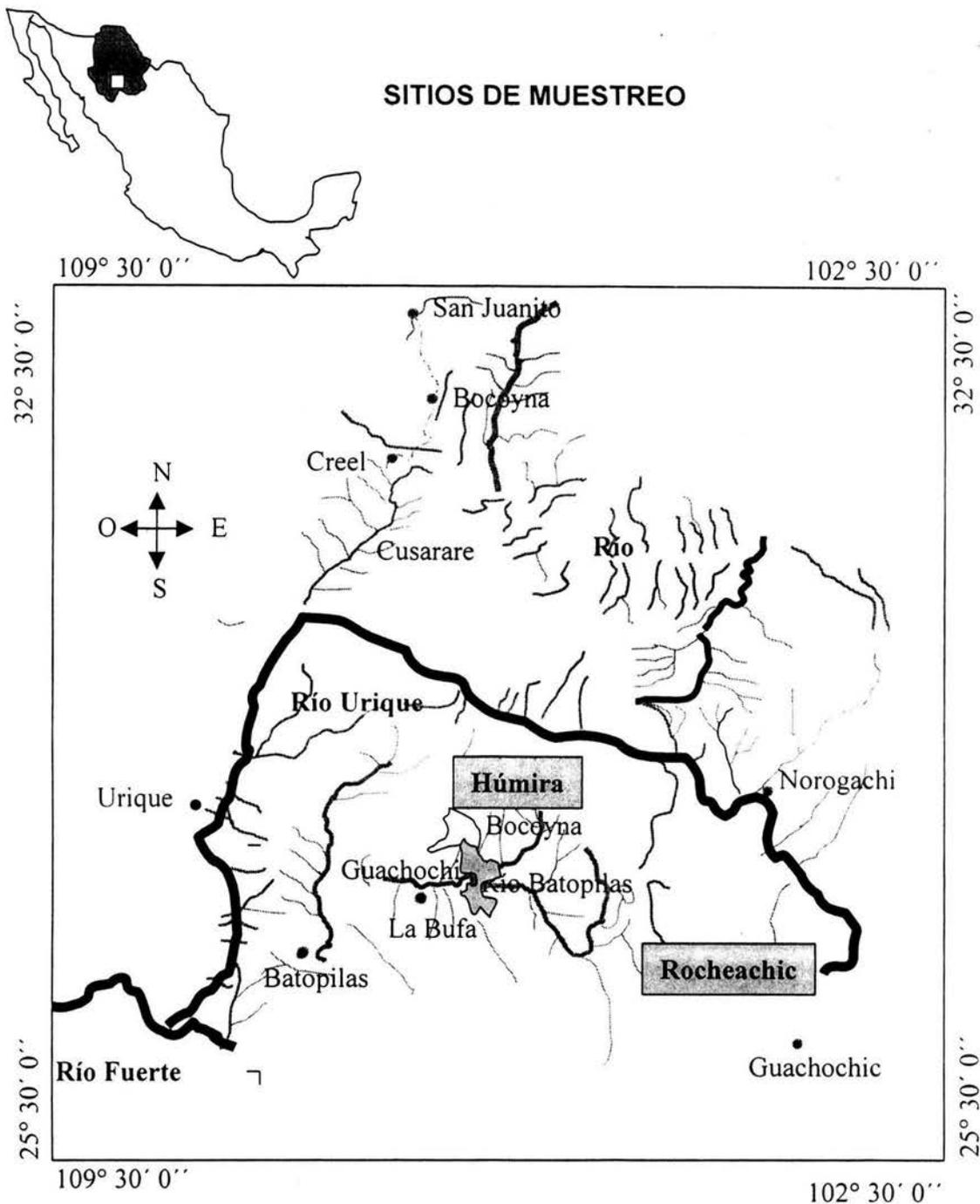


Fig. 1 Localización geográfica de los municipios donde se encuentran los sitios de muestreo (mapa tomado de la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad-CONABIO).



Fig. 2. Sitios de muestreo donde crece *Psacalium decompositum*. A) Humira, la vegetación corresponde a un bosque de pino-encino, la zona se encuentra al margen de un arroyo (ca. 10-20 m) dentro de un fragmento de bosque rodeado por campos de cultivo. B) Rocheachic, el tipo de vegetación corresponde a un bosque de pino en recuperación.

MATERIALES Y MÉTODO

Colecta de semillas

Se utilizaron semillas recolectadas de frutos maduros en el 2001 en las comunidades de Humira y Rocheachic Municipio de Guachochic, Chihuahua. Las semillas se mantuvieron almacenadas durante 10 y 17 meses, a -25°C respectivamente, con un contenido de humedad interna de 15%, sin que su viabilidad hubiera sido determinada. Durante el almacenamiento las semillas estuvieron colocadas en viales de vidrio con almohadillas de sílica-gel, y se mantuvieron almacenadas en un congelador R-12 Mod. TVF15FRAWOO (Fabricante, MICHIGAN, USA). Los ejemplares de herbario de respaldo R. Bye 21273, 21303, 21308, 21360 y 22346 se encuentran depositados en el Herbario Nacional MEXU.

Germinación

Las semillas se germinaron en cajas de Petri sobre agar bacteriológico al 1% en agua destilada. Las pruebas de germinación se realizaron en cámaras de crecimiento (Lab-Line Instruments, Inc., 844, Melrose Park, Illinois, USA.) a temperatura constante de 25°C y fotoperíodo de 12 Hrs.

Crecimiento

Los estudio de crecimiento se realizaron en invernaderos ubicados en el Jardín Botánico de la Universidad Nacional Autónoma de México (Tabla 1).

Tabla 1. Comparación de los períodos de realización, tiempo de crecimiento y condiciones ambientales promedio de los invernaderos de cada experimentos.

Invernadero	Período de realización	Sustrato	Edad (días)	RFA $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$		T ($^{\circ}\text{C}$)		HR (%)
				luz	sombra	luz	sombra	
I	Agosto-octubre/2002	Composta	60/90	300	70	19	18	40
II	Marzo-mayo/2003	Arena de río	30/60/90	1000	400	25	22	70

Después de la germinación las plántulas se transplantaron a contenedores de plástico con volumen de 800 cm^3 . En el invernadero I el sustrato utilizado fue composta y en el invernadero II arena de río fertilizada con fertilizante comercial (14-14-14 nitrógeno, fósforo, potasio). Antes de someterlas a los tratamientos correspondientes, las plántulas se dejaron crecer durante diez días en condiciones de luz y capacidad de campo. Debido al número reducido de semillas para obtener plántulas, se utilizaron para cada tratamiento y período de crecimiento 7 y 10 plántulas para el invernadero I y II correspondientemente.

Los tratamientos utilizados en el presente trabajo fueron los siguientes:

luz/agua a capacidad de campo = (luz+ / agua+) (tratamiento de referencia)

luz/agua a 50 % de capacidad de campo = (luz +/ agua-)

sombra/agua a capacidad de campo = (luz-/ agua+)

sombra/agua a 50 % de capacidad de campo = (luz -/ agua-)

Las condiciones de agua tanto a capacidad como al 50% a capacidad de campo se evaluaron mediante el peso de cada maceta cada dos días (riego) durante el período de cada

experimento. Para evitar la microaclimatación de las plantas, éstas se rotaron de posición cada tres días hasta el final de cada experimento.

La medición de luz en cada invernadero se realizó con un sensor cuántico (LI-190SA, LICOR Inc., Lincoln, NE). La temperatura y humedad relativa se registraron con un microdatalogger (HOBO-ONSET RH Temp. USA). Para el tratamiento de sombra se utilizó una malla negra de plástico con orificios de entrada para la luz de 2 mm de diámetro que absorbió en promedio el 50 % de luz.

Cosechas

Se realizó una cosecha inicial a los 10 días después de la germinación y dos posteriores a los 30 y 60 días de edad durante el período de agosto-octubre del 2002 para las plantas crecidas en el invernadero I. Para las del invernadero II se efectuó una inicial a los 10 días después de la germinación y tres posteriores a los 30, 60 y 90 días de edad en el período de marzo-mayo del 2003.

Producción de biomasa

En cada cosecha se determinó el peso seco total de cada plántula, el peso seco de hojas y el área foliar, así como el peso seco de las raíces y longitud radical (7 plántulas x tratamiento-Invernadero I), (10 plántulas x tratamiento-Invernadero II). El número de plántulas por tratamiento para cada invernadero estuvo sujeto a la disponibilidad de éstas. El área foliar fue determinada con un planímetro portátil (CI-202 CID, Inc. USA). Todo el material se deshidrató en un cuarto de secado a temperatura de 70 °C durante 7 días.

Análisis de crecimiento

Para comparar el efecto de los tratamientos sobre el crecimiento de las plantas se realizó un análisis de crecimiento clásico con los datos obtenidos (Hunt 1990). Las variables consideradas se describen a continuación.

La tasa relativa de crecimiento (TRC) es el producto de la tasa de asimilación neta (TAN) y la proporción de área foliar (PAF). La TRC cuantifica la velocidad de incremento de biomasa a través del tiempo, en función de la biomasa inicial.

$$TRC = \left[\frac{\ln PS_{t_2} - \ln PS_{t_1}}{t_2 - t_1} \right]$$

donde :

$\ln PS_{t_1}$ y PS_{t_2} = logaritmo del peso seco total de la planta en el tiempo uno y dos
 t_1 y t_2 = tiempo uno y dos de crecimiento

La tasa de asimilación neta (TAN) está definida como el incremento en el peso de la planta por unidad de área foliar y por unidad de tiempo y es principalmente el balance entre la ganancia de carbón (fotosíntesis) y la pérdida del mismo (respiración) por lo que cuantifica la contribución de las hojas a la acumulación de la biomasa total. La TAN se expresa por unidad de área foliar.

$$TAN \left[\frac{PS_{t_2} - PS_{t_1}}{t_2 - t_1} \right] * \left[\frac{\ln AF_{t_2} - \ln AF_{t_1}}{AF_2 - AF_1} \right]$$

donde:

AF_{t_1} y AF_{t_2} = área foliar en el tiempo uno y dos de crecimiento

La proporción de área foliar (PAF) se refiere a la proporción de área foliar (AF) con respecto al peso total de la planta (PS_t). La PAF esta determinada por un componente morfológico denominado área foliar específica (AFE) y por el índice del peso foliar (IPF).

$$PAF = \frac{AF}{PS_t}$$

donde:

AF = área foliar

Área foliar específica (AFE) es el resultado del área foliar por unidad de peso foliar y determina indirectamente el grosor y área de las hojas.

$$AFE = \frac{AF}{PS_{AF}}$$

donde:

AF = área foliar

PS_{AF} = peso seco del área foliar

Índice de peso foliar (IPF) determina el peso seco de las hojas (PS_{AF}) con respecto al peso seco total (PS_t) de la planta.

$$IPF = \frac{PS_{AF}}{PS_t}$$

Tanto la PAF, la AFE y la IPF indican la fracción del total del peso de la planta asignada a las hojas.

Índice del peso del tallo (IPT) determina la proporción del peso seco del tallo (PS_{ta}) con respecto al peso seco total de la planta (PS_t).

$$IPT = \frac{PS_{ta}}{PS_t}$$

Índice de peso de la raíz (IPR) determina la proporción del peso seco de la raíz (PS_r) con respecto al peso seco total de la planta (PS_t).

$$IPR = \frac{PS_r}{PS_t}$$

Proporción raíz/fronda (R/F) indica el patrón de asignación de biomasa a estructuras de captura de carbono respecto a estructuras de captura de agua y nutrientes. Generalmente se asume que la distribución de recursos raíz/fronda se relaciona con la optimización de crecimiento de las plantas bajo recursos aprovechables (Mooney y Winner 1991).

$$R / PA = \frac{PS_r}{PS_{AF} + PS_{ta}}$$

donde:

PS_r = peso seco de la raíz

PS_{AF} = peso seco del área foliar

PS_{ta} = peso seco del tallo

Para comparar el efecto de los tratamientos sobre el crecimiento de las raíces de las plantas se consideraron las siguientes variables.

Tasa relativa de crecimiento de la raíz (TRC_r)

$$TRC_r = \frac{\ln PS_{r_{t2}} - \ln PS_{r_{t1}}}{t2 - t1}$$

donde:

$\ln PS_{r_{t1}}$ y $PS_{r_{t2}}$ = logaritmo del peso seco de la raíz en el tiempo uno ($t1$) y dos ($t2$) de crecimiento

Tasa relativa de crecimiento de la longitud de la raíz (TRC_{longr})

$$TRC_{longr} = \frac{\ln LR_{t2} - \ln LR_{t1}}{t2 - t1}$$

donde:

$\ln LR_{t1}$ y $\ln LR_{t2}$ = logaritmo de la longitud de la raíz en tiempo 1 y 2 de crecimiento

Longitud específica de la raíz (LER).

$$LER = \frac{LR}{PS_r}$$

donde:

LR= longitud de la raíz

PS_r = peso seco de la raíz

El índice de peso del tallo no se consideró en el presente trabajo porque *Psacalium decompositum* presenta un tallo reminicente que se encuentra cubierto por un mechón de pelos amarillos del cual parten las raíces y los peciolos de las hojas.

Análisis estadístico

Los datos reales obtenidos fueron analizados con el programa computacional estadístico SYSTAT 7.0 SPSS. para Windows mediante un análisis de varianza multifactorial con un nivel de probabilidad (P < 0.05). Se realizaron pruebas de rango múltiple de Tukey (P < 0.05) entre los diferentes tratamientos así como correlaciones entre las diferentes variables de crecimiento y la tasa relativa de crecimiento

RESULTADOS

Invernadero I

La tendencia exhibida en la producción de biomasa y en los parámetros de crecimiento fue similar en todos los tratamientos, sin embargo difirieron con respecto a la magnitud de respuesta.

Producción de biomasa. El rango de biomasa producida por *P. decompositum* a los 60 días de crecimiento fue de 0.026 a 0.046 g. y de 0.64 a 0.180 g. a los 90 días (Tabla 2). La mayor producción de biomasa se relacionó con los tratamientos de mayor disponibilidad de luz (luz+/agua+, luz+/agua-), las plantas que crecieron en los tratamientos de sombra disminuyeron su producción de biomasa en un 35.5% a los 60 días y 43.5% en promedio a los 90 días en relación a los grupos de plantas consideradas como referencia (luz+/agua+) (Tabla 2).

Tasa relativa de crecimiento. Se encontraron diferencias significativas en la TRC entre los tiempos de crecimiento ($F_{(2, 55)} = 46.78$, $P = 0.00001$), los valores fueron significativamente mayores en las plantas que crecieron a luz ($F_{(2, 55)} = 21.91$, $P = 0.00001$) (Fig. 3). En contraste, las que crecieron bajo sombra redujeron su TRC un 20.5 % a los 60 días y 19% en promedio a los 90 días en comparación con el grupo de plantas considerado como referencia (Tabla 2). Los tratamientos de disponibilidad de agua no afectaron la TRC. El rango de valores de la TRC para todos los tratamientos se presenta en la (Tabla 2).

Variables de crecimiento. La tasa de asimilación neta (TAN) varió significativamente entre los períodos de crecimiento ($F_{(2, 55)} = 19.76$, $P = 0.0001$), los valores más altos correspondieron a las plantas que crecieron en los tratamientos de mayor disponibilidad luz ($F_{(2, 55)} = 32.01$, $P = 0.00001$) (Fig. 3). La sombra provocó que las plantas disminuyeran su TAN en un 56.5% promedio los 60 días y 47.5% a los 90 días (Tabla 2). Las mejores correlaciones entre la TAN y la TCR se obtuvieron a los 60 días de crecimiento ($r = 0.86$, $P < 0.05$ en luz+/agua- y $r = 0.75$, $P < 0.05$ en luz-/agua-), sin embargo fueron débiles a los

90 días (Tabla 4). Los valores obtenidos de la TAN para los tratamientos y sus porcentajes de cambio se presentan en la Tabla 2.

La proporción de área foliar (PAF) varió significativamente entre los períodos de crecimiento ($F_{(2, 55)} = 6.28$, $P = 0.0156$). Los valores más altos correspondieron a las plantas que crecieron en los tratamientos de menor disponibilidad luz ($F_{(2, 55)} = 34.83$, $P = 0.00001$) (Fig. 4). Las plantas que crecieron bajo sombra aumentaron su PAF un 80% promedio a los 60 días y 74.5% a los 90 días en relación a los grupos de referencia (Tabla 2). Aunque la disponibilidad de agua no tuvo efectos significativos sobre la PAF entre los tratamientos, se observó una disminución en los valores de dicho parámetro cuando las plantas crecieron bajo menor disponibilidad. Las correlaciones que se encontraron entre la PAF y la TRC fueron débiles tanto a los 60 como a los 90 días de crecimiento (Tabla 4). Los valores obtenidos para la PAF en todos los tratamientos y sus porcentajes de cambio se presentan en la Tabla 2.

El área foliar específica (AFE) de *P. decompositum* fue significativamente mayor en las plantas que crecieron bajo sombra ($F_{(2, 55)} = 40.32$, $P = 0.00001$) (Fig. 4), la cual aumentó un 69% promedio a los 60 días y 78.5% a los 90 días (Tabla 2). La disponibilidad de agua no afectó significativamente el AFE, sin embargo se observó una disminución en los valores de dicho parámetro cuando las plantas crecieron bajo menor disponibilidad. La correlación entre el AFE y la TRC fue débil en los dos períodos de crecimiento (Tabla 4). Los valores de la AFE de todos los tratamientos y sus porcentajes de cambio se presentan en la Tabla 2.

Asignación de biomasa. El índice de peso foliar (IPF) y el índice de peso de la raíz (IPR) fueron similares en todos los tratamientos. Tanto el IPF como el IPR fueron significativamente diferentes entre los períodos de crecimiento ($F_{(2, 55)} = 6.61$, $P = 0.0133$) y ($F_{(2, 55)} = 6.61$, $P = 0.0133$) respectivamente. Los tratamientos de luz y agua no afectaron a éstos parámetros. Sin embargo, los valores más altos correspondieron al IPR en comparación con el IPF (Fig. 5), lo que indicó que la mayor asignación de biomasa fue dirigida a la parte subterránea. Los porcentajes de cambio fueron más evidentes en el IPF con relación al IPR (Tabla 2)

La proporción raíz/fronda (R/F) varió entre los períodos de crecimiento ($F_{(2, 55)} = 5.69$, $P = 0.0208$). Los valores de R/F aunque fueron altos en todos los tratamientos fue más evidente en el tratamiento luz+/agua- (Fig. 6) esto indicó que la mayor asignación de biomasa fue dirigida a la parte subterránea. Las correlaciones entre el IPF, IPR y R/F con la TRC no fueron significativas en ninguno de los períodos de crecimiento (Tabla 4). Los valores para el IPF, IPR y R/F y sus porcentajes de cambio se presentan en la Tabla 2.

Variables de crecimiento de la raíz en el invernadero I

La tendencia exhibida por la TRCr fue similar a la TRC; de igual manera fue afectada por los períodos de crecimiento ($F_{(2, 55)} = 32.83$, $P = 0.00001$) donde los valores fueron significativamente mayores en los tratamientos de mayor disponibilidad de luz ($F_{(2, 55)} = 15.26$, $P = 0.0003$) (Fig. 7). Las plantas que crecieron en los tratamientos de sombra disminuyeron su TRCr un 14.5% en promedio a los 60 días y 12% a los 90 días. Los tratamientos de disponibilidad de agua no afectaron la TRCr Los valores obtenidos para la TRCr entre los tratamientos y sus porcentajes de cambio se presentan en la (Tabla 3).

La tendencia que presentó la TRClr fue similar a la exhibida por la TRCr, cambió en los períodos de crecimiento ($F_{(2, 55)} = 70.99$, $P = 0.00001$), donde los valores fueron significativamente mayores en los tratamientos de mayor disponibilidad de luz ($F_{(2, 55)} = 27.87$, $P = 0.00001$) (Fig. 7) Las plantas que crecieron en los tratamientos de sombra redujeron su TRClr un 24% promedio a los 60 días y 17.5% a los 90 días (Tabla 3). El tratamiento (luz+/agua-) en ambos periodos de crecimiento propició un aumento en la longitud de la raíz. Los valores de la TRClr en todos los tratamientos y sus porcentajes de cambio se presentan en la tabla 3.

La LER fue afectada por el tiempo de crecimiento ($F_{(2, 55)} = 93.82$, $P = 0.00001$), donde los valores fueron significativamente mayores en los tratamientos de mayor disponibilidad de luz ($F_{(2, 55)} = 41.69$, $P = 0.00001$) (Fig. 8). El promedio de los valores obtenidos para la LER entre los tratamientos a los 60 días fue de 114104 cm/g en luz y 60500 cm/g en sombra, a los 90 días fue de 45500 cm/g y 20000 cm/g. Las plantas que crecieron en los tratamientos de sombra redujeron su LER en promedio 43.5% a los 60 días y 45.5% a los

90 días (Tabla 3). Al igual que en la TRClr el tratamiento (luz+/agua-) en ambos periodos de crecimiento propició un aumento en la LER.

Tabla 2. Valores absolutos y porcentajes de variación de biomasa (g), TRC ($\text{g g}^{-1} \text{d}^{-1}$), TAN ($\text{g cm}^{-2} \text{d}^{-1}$), PAF ($\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$), AFE ($\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$), IPF (g g^{-1}), IPRp (g g^{-1}), IPRa (g g^{-1}) y R/F para *P. decompositum* bajo tratamientos de mayor disponibilidad de luz y agua. Los valores corresponden a 60 y 90 días de crecimiento.

Invernadero I	Biomasa	%	TRC	%	TAN	%	PAF	%	AFE	%	IPF	%	IPR	%	R/F	%
60 días																
luz+/agua+	0.043	*	0.0574	*	0.0008	*	74.37	*	277.0	*	0.344	*	0.655	*	2.17	*
luz+/agua-	0.046	+7	0.0585	+1	0.00084	+5	56.15	-25	276.2	-1	0.299	-8	0.700	+7	2.60	+23
luz-/agua+	0.029	-32	0.0462	-20	0.00032	-62	153.4	+106	523.55	+88	0.402	+16	0.597	-9	1.79	-19
luz-/agua-	0.026	-39	0.0457	-21	0.00039	-51	114.9	+54	416.65	+50	0.417	+21	0.582	-10	1.92	-9
90 días																
luz+/agua+	0.116	*	0.0804	*	0.00129	*	56.84	*	239.67	*	0.288	*	0.711	*	2.67	*
luz+/agua-	0.180	+55	0.089	+11	0.00196	+58	47.8	-17	210.82	-12	0.263	-8	0.73	+2	2.96	+11
luz-/agua+	0.066	-43	0.0645	-20	0.00065	-50	102.4	+82	448.91	+87	0.288	0	0.711	0	2.82	+7
luz-/agua-	0.064	-44	0.0660	-18	0.00067	-45	94.16	+67	408.63	+70	0.291	+1	0.708	-1	2.66	0

*Tratamiento de referencia (- reducción, + aumento con respecto al tratamiento de referencia).

Tabla 3. Valores absolutos y porcentajes de variación de TRCr ($\text{g g}^{-1} \text{d}^{-1}$), TRClr ($\text{cm cm}^{-1} \text{d}^{-1}$), y LER (cm/gr) para *P. decompositum* bajo tratamientos de mayor y menor disponibilidad de luz y agua. Los valores corresponden a 60 y 90 días de crecimiento

Invernadero I	TRCr	%	TRClr	%	LER	%
60 días						
luz+/agua+	0.0867	*	0.053	*	114104	*
luz+/agua-	0.0891	+3	0.057	+7	137496	+20
luz-/agua+	0.0741	-13	0.042	-20	70687	-38
luz-/agua-	0.0727	-16	0.038	-28	57506	-49
90 días						
luz+/agua+	0.1092	*	0.079	*	386141	*
luz+/agua-	0.1177	+7	0.087	+10	572430	+48
luz-/agua+	0.0948	-13	0.061	-22	168907	-56
luz-/agua-	0.0961	-11	0.068	-13	248802	-35

* Tratamiento de referencia (- reducción, + aumento con respecto al tratamiento de referencia).

Tabla 4. Coeficientes de correlación entre variables. TRC (Tasa relativa de crecimiento), TAN (Tasa de asimilación neta), PAF (Proporción de área foliar), AFE (Área foliar específica), IPF (Índice de peso foliar) IPR (Índice del peso de la raíz) y R/F (Proporción raíz/fronda).

INVERNADERO I	TRC-TAN	TRC-PAF	TRC-AFE	TRC-IPF	TRC-IPR	TRC-R/F
Crecimiento	r	r	r	r	r	r
60 días						
luz+/agua+	0.442	0.321	0.006	-0.421	0.221	0.717
luz+/agua-	0.860*	0.251	0.528	0.463	0.638	-0.278
luz-/agua+	0.564	-0.462	0.490	-0.548	0.548	0.566
luz-/agua-	0.751*	0.227	0.110	-0.162	0.298	0.194
90 días						
luz+/agua+	0.055	-0.064	0.011	0.043	-0.317	0.400
luz+/agua-	0.491	0.491	0.011	-0.137	0.137	0.727
luz-/agua+	-0.251	-0.216	-0.429	-0.022	-0.049	-0.056
luz-/agua-	0.259	0.517	0.139	0.171	0.610	0.461

El asterisco expresa diferencias significativas entre tratamientos *P < 0.05

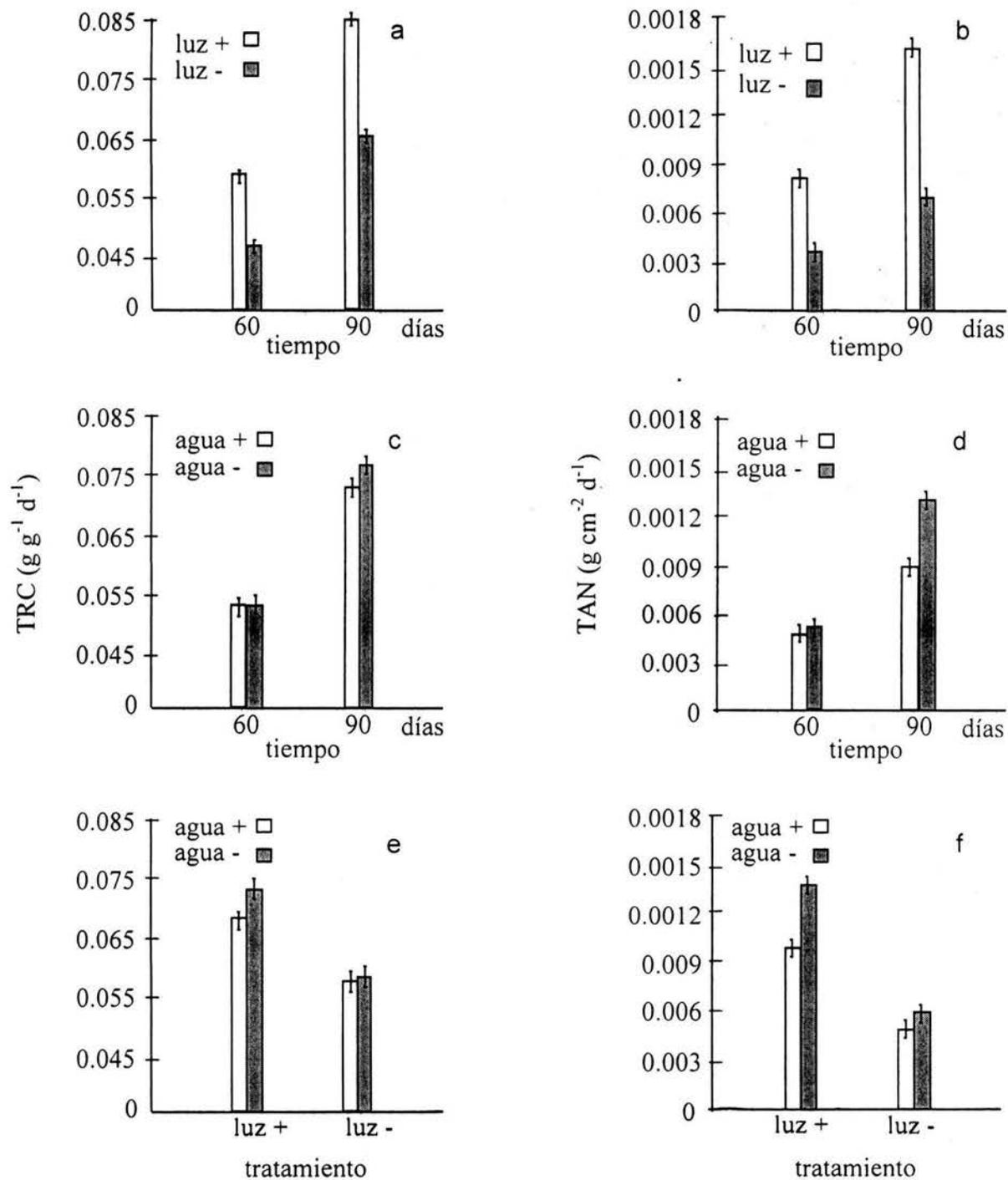


Fig. 3. Tasa relativa de crecimiento (TRC) y tasa de asimilación neta (TAN) presentada por *P. decompositum* a los 60 y 90 días. (a y b luz), (c y d agua) y la interacción de la luz y el agua (e y f).

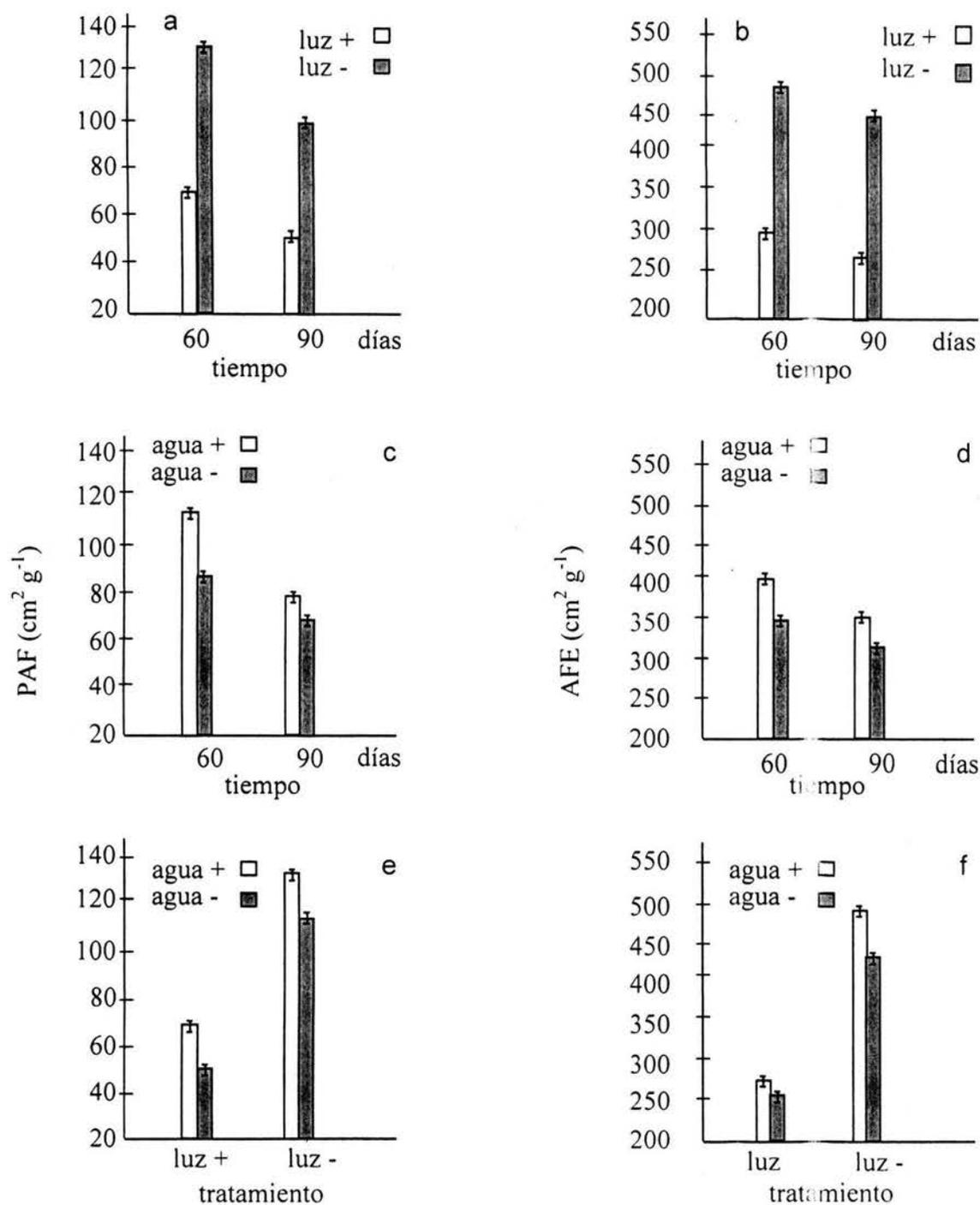


Fig. 4. Proporción de área foliar (PAF) y área foliar específica (AFE) presentada por *P. decompositum* a los 60 y 90 días. (a y b luz), (c y d agua) y la interacción de la luz y el agua (e y f).

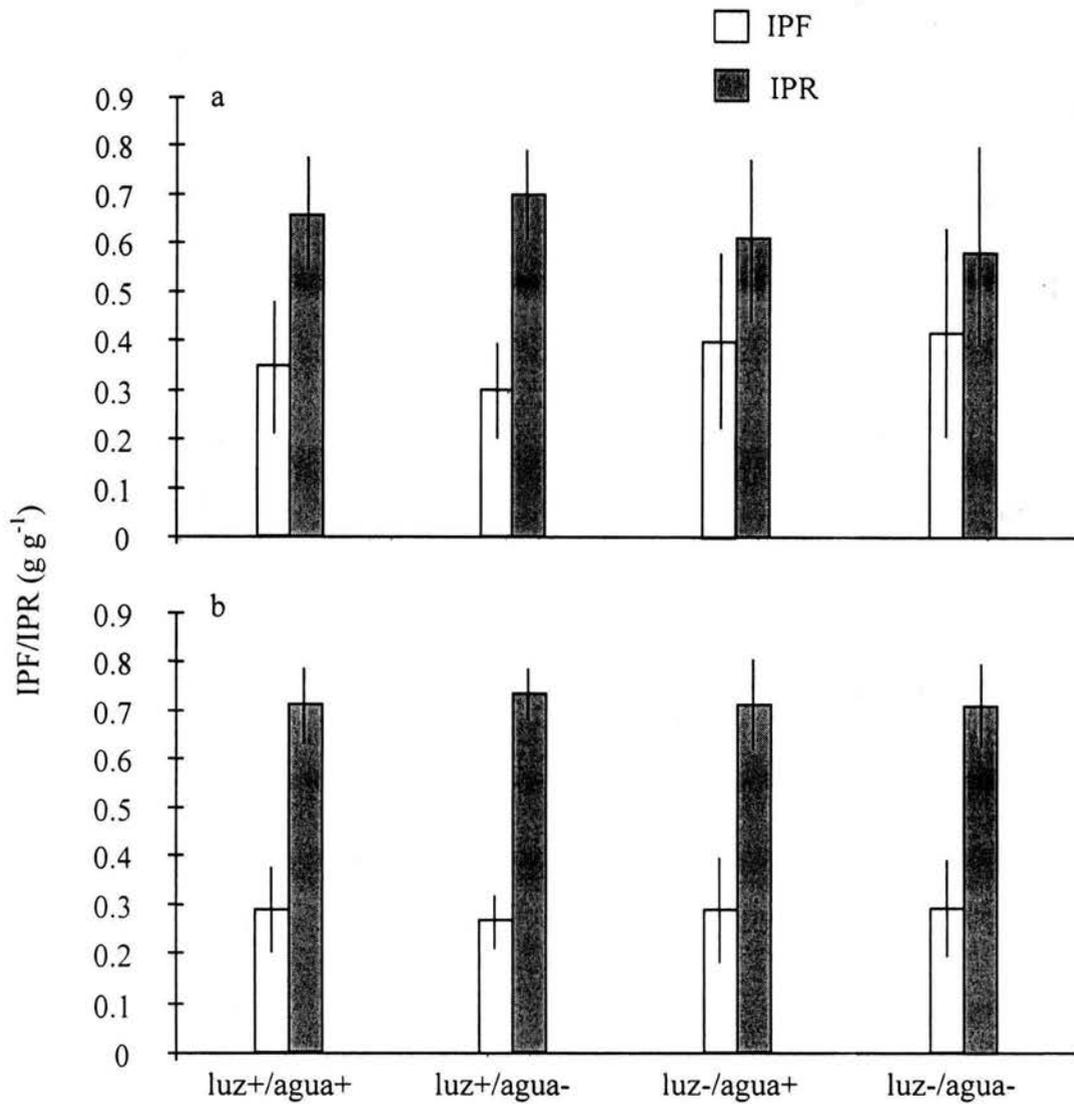


Fig. 5. Patrón de asignación de biomasa: índice de peso foliar (IPF), e índice del peso de la raíz (IPR) presentada por *P. decompositum* a los 60 (a) y 90 (b) días bajo tratamientos de mayor y menor disponibilidad de luz y agua.

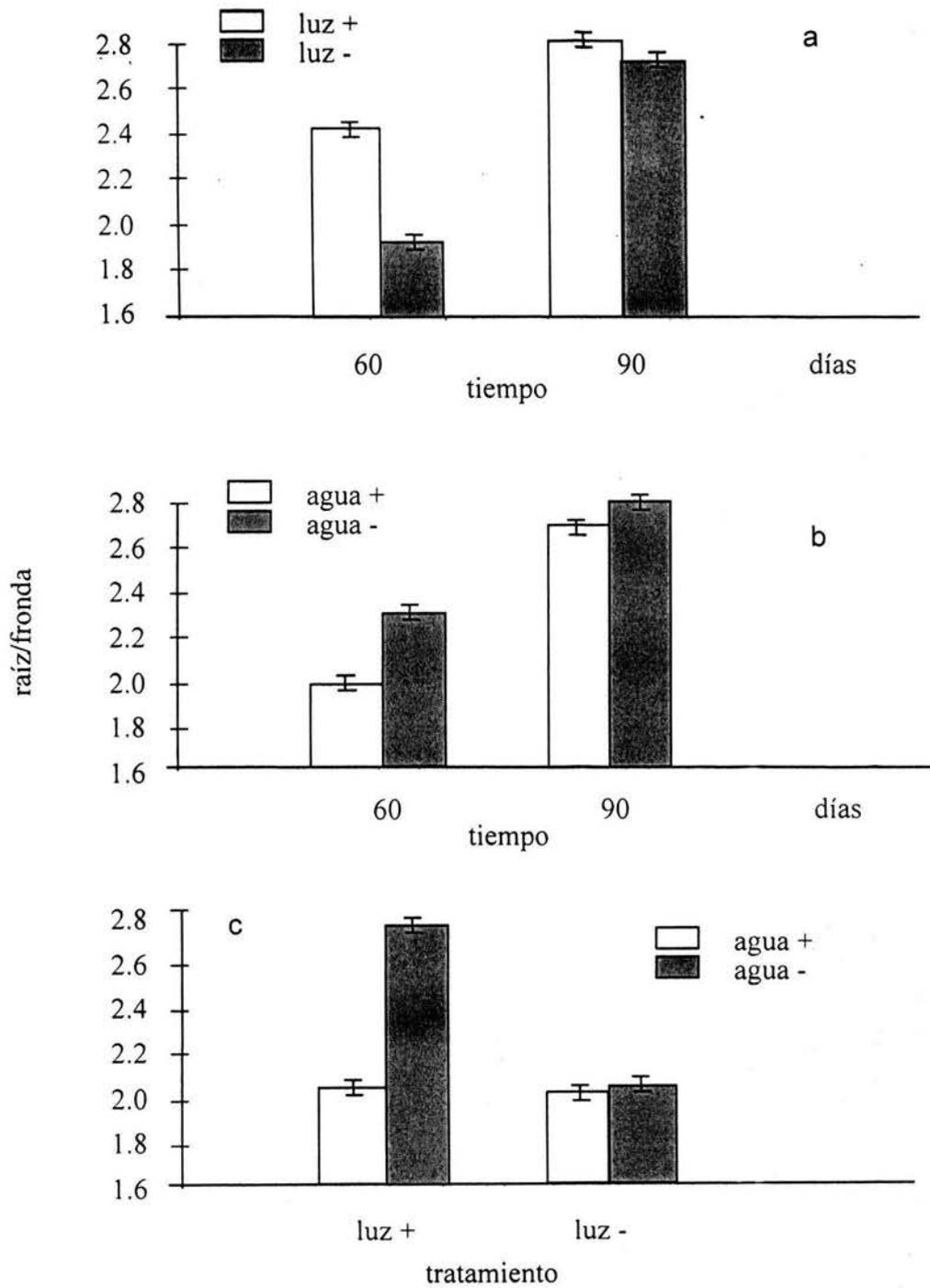


Fig. 6. Proporción raíz/fronda presentada por *P. decompositum* a los 60 y 90 días. a) luz, b) agua y c) la interacción de la luz y el agua.

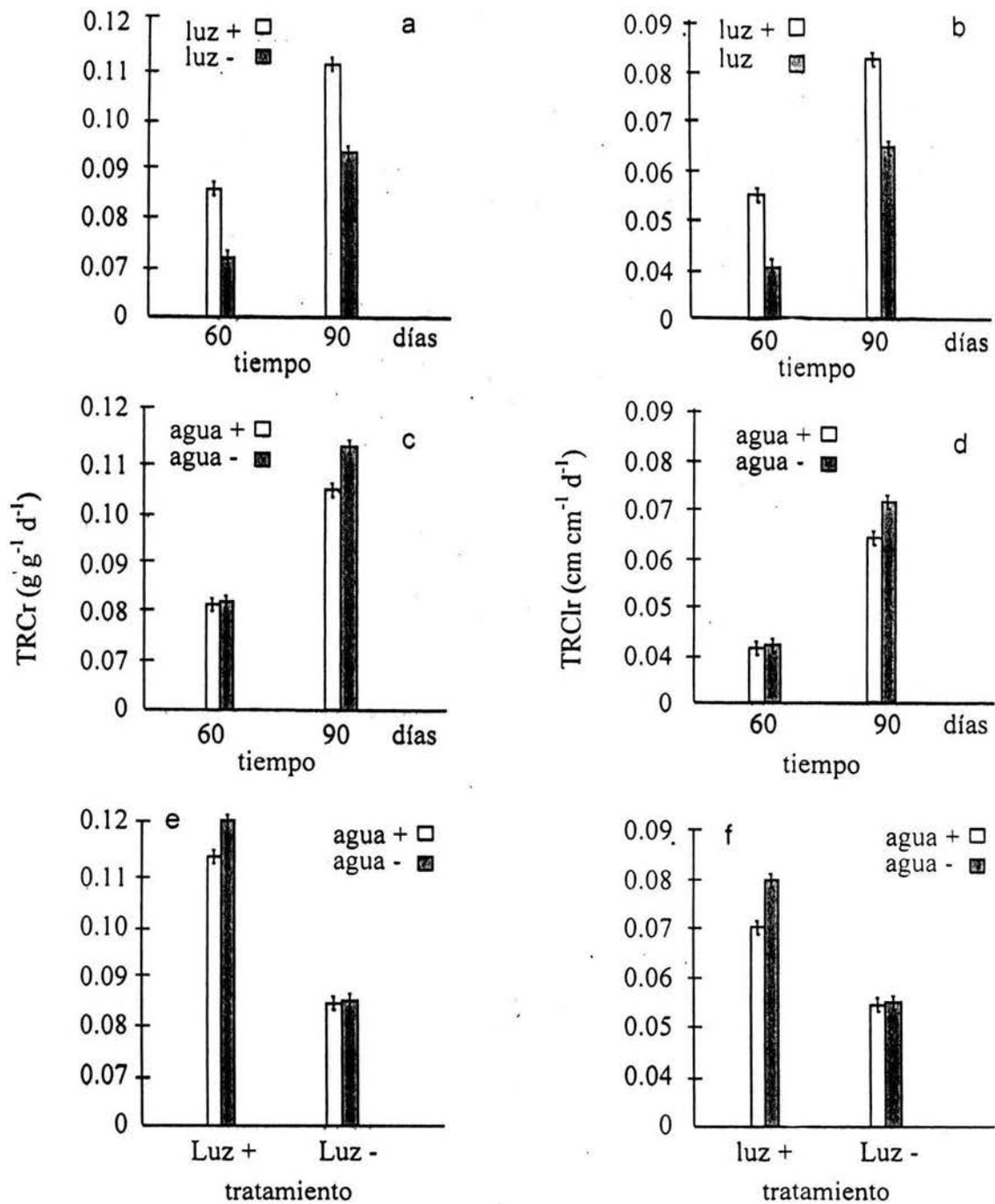


Fig. 7. Tasa relativa de crecimiento de la raíz (TRCr) y tasa relativa de crecimiento de la longitud de la raíz (TRClr) presentada por *P. decompositum* obtenida en 60 y 90 días. (a y b luz), (c y d agua) y la interacción de la luz y el agua (e y f).

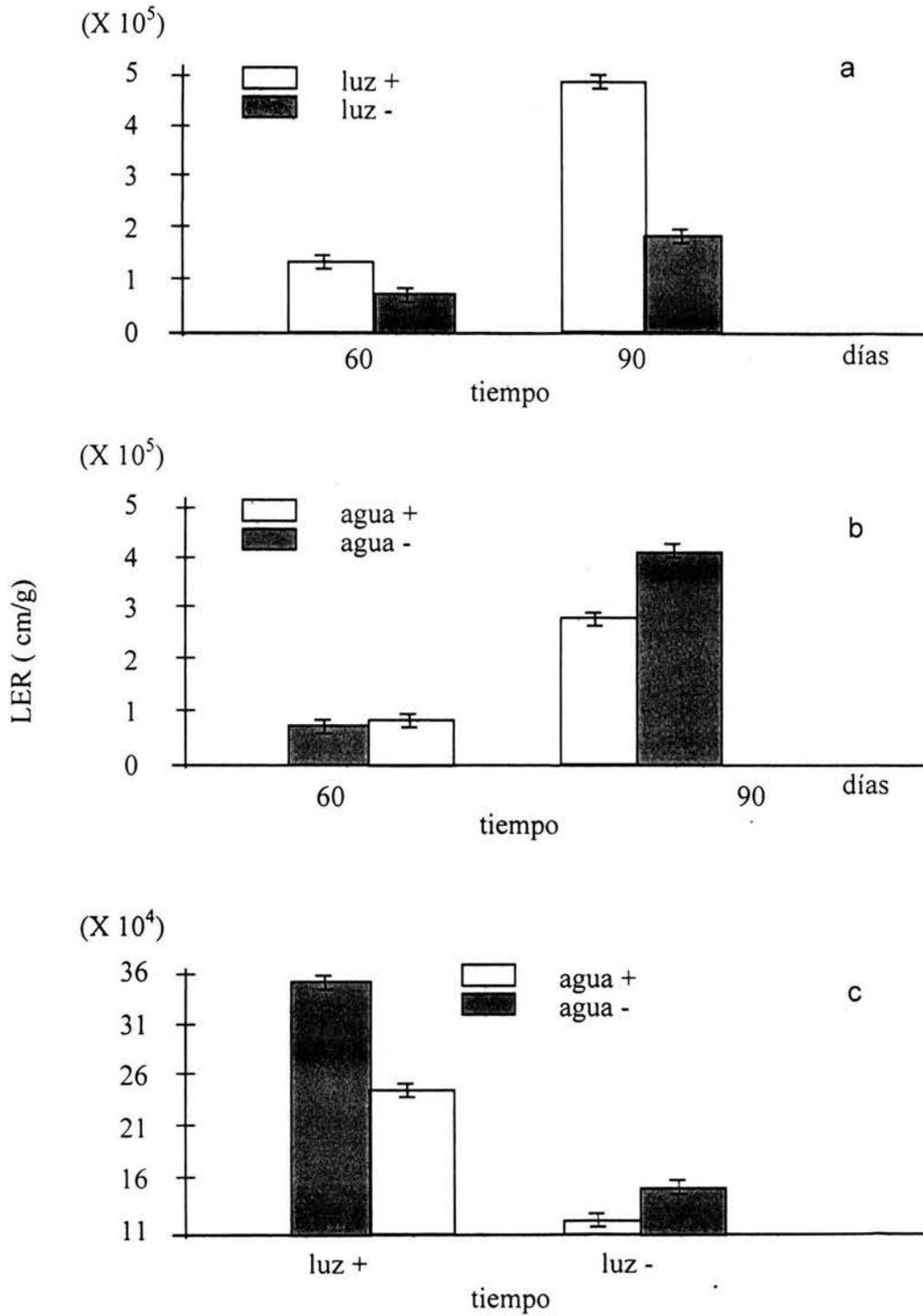


Fig. 8. Longitud específica de la raíz (LER) presentada por *P. decompositum* a los 60 y 90 días. a) luz, b) agua y c) la interacción de la luz y el agua.

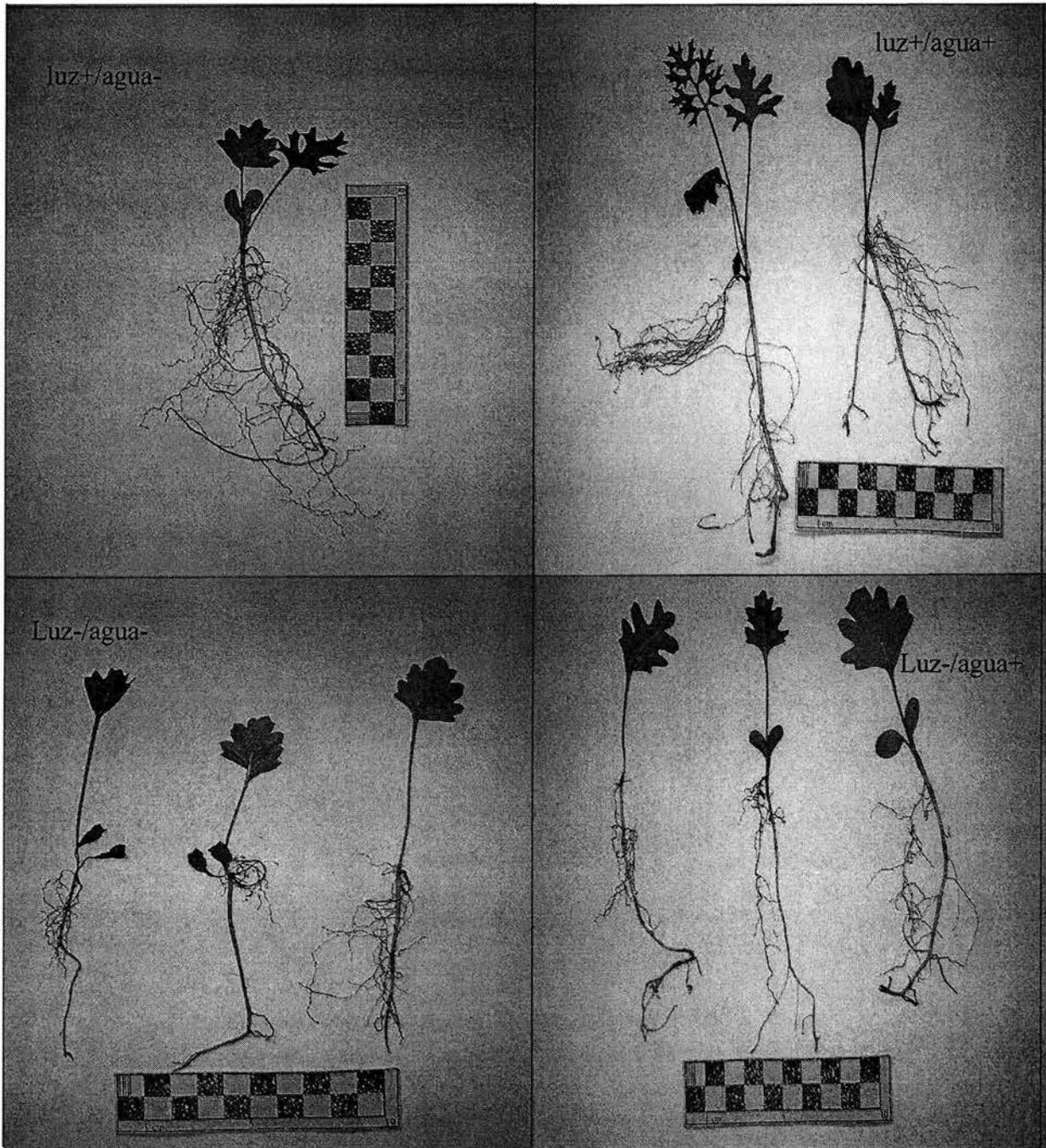
Invernadero II

Producción de biomasa. El rango de biomasa producida por *P. decompositum* a los 30 días de crecimiento fue de 0.037 a 0.086 g., de 0.84 a 0.236 g. a los 60 días y de 0.167 a 0.457 a los 90 días. La mayor producción de biomasa correspondió a la etapa inicial de crecimiento y se relacionó con el tratamiento (luz+/agua+). Las plantas que crecieron en los tratamientos de sombra redujeron su producción de biomasa 50.5% promedio a los 30 días, 63% a los 60 días y 69% a los 90 días en relación al grupo de plantas de referencia, mientras las plantas del tratamiento (luz+/agua-) exhibieron una reducción del 32, 48 y 72% respectivamente (Tabla 5).

Tasa relativa de crecimiento. Los valores de la TRC obtenidos entre los tratamientos se presentan en la Tabla 5. La TRC fue afectada significativamente por los tratamientos de luz ($F_{(2, 119)} = 27.61$, $P = 0.00001$), disponibilidad de agua ($F_{(2, 119)} = 11.10$, $P = 0.0099$) y tiempo de crecimiento ($F_{(2, 119)} = 354.84$, $P = 0.00001$), así como la interacción entre el tiempo y luz ($P < 0.01$). El valor más alto de la TRC correspondió a la etapa inicial de crecimiento y se relacionó con el tratamiento (luz+/agua+) (Fig. 9). Las plantas que crecieron en los tratamientos de sombra tuvieron una reducción del 15% promedio a los 30 días, 22% a los 60 días y 24% a los 90 días en relación al grupo de plantas de referencia. Las plantas del tratamiento (luz+/agua-) presentaron una reducción del 11, 14 y 26% respectivamente (Tabla 5). El análisis de rango múltiple indica que el valor de la TRC es mayor a los 30 días de crecimiento

variables de crecimiento. La tasa de asimilación neta (TAN) varió significativamente entre los tratamientos de luz ($F_{(2, 119)} = 68.02$, $P = 0.00001$) y tiempo de crecimiento ($F_{(2, 119)} = 27.76$, $P = 0.0001$). El rango de valores obtenidos para la TAN se presentan en la Tabla 5. Los valores más altos de la TAN se obtuvieron en la etapa inicial de crecimiento. Dichos valores fueron similares en todos los tratamientos a excepción del (luz-/agua-) que fue menor (Fig. 9). Las plantas que crecieron en los tratamientos de menor disponibilidad de luz disminuyeron su TAN un 45% promedio a los 60 días y 55% a los 90 días (Tabla 5). El análisis de rango múltiple indica que el valor de la TAN es mayor a los 30 días de crecimiento. Las mejores correlaciones entre la TCR y la TAN se obtuvieron a los 30 días

en los tratamientos de mayor disponibilidad de luz (luz+/agua+) ($r = 0.830$, $P < 0.01$) y (luz+/agua) ($r = 0.901$, $P < 0.01$) (Tabla 7).



Lamina 1. Diferencias morfológicas de hojas y raíces de plántulas de *Psacalium decompositum* crecidas durante 30 días bajo diferentes tratamientos de disponibilidad de luz y agua (Invernadero II).

La proporción de área foliar (PAF) cambió significativamente con la luz ($F_{(2, 119)} = 74.32$, $P = 0.00001$), la disponibilidad de agua ($F_{(2, 119)} = 24.86$, $P = 0.00001$) y el tiempo de crecimiento ($F_{(2, 119)} = 10.75$, $P = 0.0001$). El rango de valores alcanzados para la PAF se presenta en la Tabla 5. Los valores más altos se relacionaron con los tratamientos de sombra (luz-/agua+ y luz-/agua-) en los tres períodos de crecimiento (Fig. 10). Las plantas que crecieron en los tratamientos de menor disponibilidad de luz aumentaron su PAF un % 41% en el tratamiento (luz-/agua-) a los 30 días, y a los 60 y 90 días, 36.5% y 50% respectivamente entre los dos tratamientos de sombra (Tabla 5). El análisis de rango múltiple indica que el valor de la PAF es mayor a los 30 días. Las correlaciones que se encontraron entre la TRC y la PAF no exhibieron una tendencia clara y la mejor se encontró a los 90 días en el tratamiento (luz-/agua-) (Tabla 7).

El área foliar específica (AFE) varió significativamente en los tratamientos de luz ($F_{(2, 119)} = 84.61$, $P = 0.00001$), disponibilidad de agua ($F_{(2, 119)} = 22.15$, $P = 0.00001$) y tiempo de crecimiento ($F_{(2, 119)} = 42.96$, $P = 0.00001$); así como la interacción entre la luz y la disponibilidad de agua ($P < 0.01$). El AFE fue mayor en los tratamientos de menor disponibilidad de luz (luz-/agua+ y luz-/agua-) (Fig.10), y el aumento en los porcentajes de cambio también fueron notorios en dichos tratamientos (Tabla 5). El análisis de rango múltiple indica que el valor más alto de la AFE se dio a los 30 días de crecimiento. La mejor correlación entre la TCR y el AFE se dio tanto a los 60 y 90 días de crecimiento en el tratamiento (luz+/agua-) (Tabla 7). Los rangos de valores de los tratamientos para la AFE se observan en la Tabla 5.

Asignación de biomasa. El índice del peso foliar (IPF) fue afectado por la luz ($F_{(2, 119)} = 5.59$, $P = 0.0199$), la disponibilidad de agua ($F_{(2, 119)} = 5.06$, $P = 0.0266$), el tiempo de crecimiento ($F_{(2, 119)} = 29.09$, $P = 0.00001$), y la interacción entre la luz y el tiempo ($P < 0.05$). El índice del peso de la raíz principal (IPRp) varió de manera significativa en los tratamientos de luz ($F_{(2, 119)} = 8.70$, $P = 0.0039$) y el tiempo de crecimiento ($F_{(2, 119)} = 20.55$, $P = 0.00001$); así como la interacción entre la luz y la disponibilidad de agua ($P < 0.01$). El índice del peso de la raíz adventicia (IPRa) fue afectado de manera significativa por el tiempo ($F_{(2, 119)} = 19.36$, $P = 0.00001$); así como por la interacción entre la luz y la

disponibilidad de agua ($P < 0.05$). Los valores del IPF en todos los tratamientos fueron mayores a los del IPRp y el IPRa, lo que significó una mayor asignación a las hojas (Fig. 11). Los porcentajes de cambio de estas variables fueron irregulares (Tabla 5). Las mejores correlaciones entre la TRC y el IPF ($r = 0.83$, $P < 0.01$) y entre la TRC y el IPRp ($r = 0.73$, $P < 0.01$) se encontraron a los 90 días de crecimiento y se relacionaron con el tratamiento (luz-/agua+) (Tabla 7).

La proporción raíz/fronda (R/F) fue afectada por la luz ($F_{(2, 119)} = 5.14$, $P = 0.0253$) y el tiempo de crecimiento ($F_{(2, 119)} = 26.91$, $P = 0.00001$). Los valores para la R/F fueron bajos en todos los tratamientos (Fig. 12). La mejor correlación de la TRC con R/F ($r = 0.84$, $P < 0.01$) se encontró a los 90 días de crecimiento y se relacionó con el tratamiento (luz-/agua+) (Tabla 7). Los porcentajes de cambio de la R/F no exhibieron una tendencia clara entre los tratamientos (Tabla 5).

Variables de crecimiento de la raíz

Tasa relativa de crecimiento de la raíz principal (TRCrp). Fue afectada significativamente por la luz ($F_{(2, 119)} = 30.41$, $P = 0.00001$) y por el tiempo de crecimiento ($F_{(2, 119)} = 408.08$, $P = 0.00001$), donde se observó una disminución conforme aumenta la edad de las plantas. La interacción entre estos factores ($P < 0.05$) también fue significativa. El rango de valores entre los tratamientos se presenta en la Tabla 5. Aunque los valores de la TRCrp disminuyeron en todos los tratamientos en relación al grupo de plantas de referencia la disminución fue más patente en los tratamientos (luz-/agua+) y (luz-/agua-) (Fig.13). Las plantas que crecieron en dichos tratamientos redujeron su TRCrp un 23% promedio a los 30 días, 13% a los 60 días y 23.5% a los 90 días. (Tabla 5).

Tasa relativa de crecimiento de la raíz adventicia. (TRCra). Fue afectada de manera significativa por la luz ($F_{(2, 119)} = 12.73$, $P = 0.0005$) y por el tiempo de crecimiento ($F_{(2, 119)} = 379.76$, $P = 0.00001$) en éste caso se observó una disminución conforme aumentó la edad de las plantas. El rango de valores entre los tratamientos se observa en la Tabla 5. Al igual que la TRCrp los valores de la TRCra y los porcentajes de cambio disminuyeron en todos

los tratamientos en relación al grupo de plantas de referencia, sin embargo fueron más patente en los tratamientos (luz-/agua+) y (luz-/agua-) (Fig.13).

Tasa relativa de crecimiento de la longitud de la raíz principal (TRClrp). Varió significativamente en el tiempo de crecimiento ($F_{(2, 119)} = 81.98$, $P = 0.00001$) donde exhibió un decremento conforme aumentó la edad de las plantas, y entre los tratamientos de disponibilidad de agua ($F_{(2, 119)} = 13.70$, $P = 0.0003$). Los valores más altos se relacionaron con el tratamiento (luz+/agua+) (Fig. 14). Los rangos de valores entre los tratamientos se presentan en la Tabla 5. Los porcentajes de cambio disminuyeron en todos los tratamientos en relación al grupo de plantas consideradas de referencia (Tabla 5).

Tasa relativa de crecimiento de la longitud de la raíz adventicia (TRClra). Fue afectada significativamente por la luz ($F_{(2, 119)} = 36.09$, $P = 0.00001$), el tiempo de crecimiento ($F_{(2, 119)} = 836.50$, $P = 0.00001$), donde se observó un decremento conforme aumentó la edad de las plantas, y por la disponibilidad de agua ($F_{(2, 119)} = 31.02$, $P = 0.00001$); así como la interacción entre el tiempo y la luz ($P < 0.5$). El rango de valores entre los tratamientos se presentan en la Tabla 5. Los valores más altos se relacionaron con el tratamiento (luz+/agua+) (Fig. 14). Al igual que la TRClrp los porcentajes de cambio disminuyeron en todos los tratamientos en relación al grupo de plantas consideradas de referencia (Tabla 5).

Longitud específica de la raíz principal (LERrp). Fue significativamente mayor en los tratamientos de sombra, (luz-/agua+) y (luz-/agua-) en comparación con los de mayor disponibilidad de luz ($F_{(2, 119)} = 21.21$, $P = 0.00001$) (Fig.13 A). Los porcentajes de cambio también fueron notables en dichos tratamientos (Tabla 5). Se observaron cambios con el tiempo de crecimiento donde exhibió un decremento a mayor edad de las plantas ($F_{(2, 119)} = 7.26$, $P = 0.0011$).

Longitud específica de la raíz adventicia (LERra). No se observaron variaciones significantes entre los tratamientos. Los valores y los porcentajes de cambio no presentaron una tendencia específica, aunque fue notable una disminución en todos los tratamientos en relación al grupo de plantas de referencia tanto a los 60 como a los 90 días de edad (Tabla

5) Al igual que la LERp e observaron cambios con el tiempo de crecimiento donde observó un decremento a mayor edad de las plantas (Fig.13 B). El rango de valores entre tratamientos se observa en la Tabla 5.

Tabla 5. Valores y porcentajes de variación de Biomasa (gr), TRC ($\text{g g}^{-1} \text{d}^{-1}$), TAN ($\text{g cm}^{-2} \text{d}^{-1}$), PAF ($\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$), AFE ($\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$), IPF (g g^{-1}), IPRp (g g^{-1}), IPRa (g g^{-1}) y R/F para *P. decompositum* bajo tratamientos de mayor y menor disponibilidad de luz y agua. Los valores corresponden a 30, 60 y 90 días de crecimiento.

Invernadero II	Biomasa	%	TRC	%	TAN	%	PAF	%	AFE	%	IPF	%	IPRp	%	IPRa	%	R/F	%
30 días																		
luz+/agua+	.086	*	.161	*	.0016	*	92.4	*	204	*	.46	*	.33	*	.197	*	.37	*
luz+/agua-	.058	-32	.143	-11	.0017	+6	76.1	-17	203	-1	.37	-19	.38	+13	.243	+23	.46	+23
luz-/agua+	.047	-45	.152	-5	.0017	+6	84.2	-8	204	0	.42	-9	.36	+7	.220	+11	.41	+11
luz-/agua-	.037	-56	.120	-25	.0010	-37	130	+41	266	+29	.48	+4	.21	-36	.298	+51	.35	-5
60 días																		
luz+/agua+	.236	*	.084	*	.0010	*	78.1	*	144	*	.53	*	.30	*	.159	*	.31	*
luz+/agua-	.122	-48	.072	-14	.0012	+20	43.6	-44	109	-23	.40	-24	.43	+41	.164	+3	.42	+32
luz-/agua+	.089	-62	.066	-21	.0005	-50	118	+51	271	+88	.44	-17	.37	+22	.183	+15	.39	+24
luz-/agua-	.084	-64	.064	-23	.0006	-40	95.7	+22	216	+50	.46	-13	.37	+23	.156	-1	.37	+18
90 días																		
luz+/agua+	.457	*	.061	*	.0010	*	112	*	70	*	.58	*	.20	*	.206		.27	*
luz+/agua-	.126	-72	.045	-26	.0008	-20	83.1	-25	45	-34	.54	-5	.31	+52	.130	-36	.29	+7
luz-/agua+	.111	-75	.044	-27	.0003	-70	215	+91	148	+112	.70	+21	.17	-15	.113	-45	.17	-36
luz-/agua-	.167	-63	.048	-21	.0006	-40	136	+21	89	+27	.64	+9	.20	-4	.157	-23	.22	-19

*Tratamiento de referencia

Tabla 6. Valores de TRCrp ($\text{g g}^{-1} \text{d}^{-1}$), TRCra ($\text{g g}^{-1} \text{d}^{-1}$), TRClrp ($\text{cm cm}^{-1} \text{d}^{-1}$), TRClra ($\text{cm cm}^{-1} \text{d}^{-1}$), LERrp (cm/gr) y LERra (cm/gr) para *P. decompositum*. Los valores corresponden a 30, 60 y 90 días de crecimiento bajo tratamientos de mayor y menor disponibilidad de luz y agua.

Invernadero II	TRCrp	%	TRCra	%	TRClrp	%	TRClra	%	LERrp	%	LERra	%
30 días												
luz+/agua+	.206	*	.1836	*	.0805	*	.1860	*	712	*	7473	*
luz+/agua-	.198	-3	.1744	-5	.0642	-20	.1713	-7	469	-34	5973	-20
luz-/agua+	.1747	-15	.1598	-12	.0729	-9	.162	-12	1123	+57	7865	+5
luz-/agua-	.1402	-31	.1619	-11	.0522	-35	.1447	-22	1148	+61	4598	-38
60 días												
luz+/agua+	.2514	*	.0868	*	.0399	*	.0846	*	349	*	5952	*
luz+/agua-	.2434	-3	.0771	-11	.0334	-16	.0720	-14	259	-25	4929	-17
luz-/agua+	.2197	-12	.0735	-15	.0393	-1	.0700	-17	562	+61	5510	-7
luz-/agua-	.2158	-14	.0679	-21	.036	-9	.066	-21	586	+67	5897	-1
90 días												
luz+/agua+	.0667	*	.0676	*	.0310	*	.0622	*	386	*	2125	*
luz+/agua-	.0574	-13	.0449	-33	.0174	-43	.0309	-50	289	-25	1760	-17
luz-/agua+	.0484	-27	.0426	-36	.0245	-20	.0379	-39	537	+39	1339	-36
luz-/agua-	.0533	-20	.0513	-24	.0203	-34	.0314	-49	577	+49	1339	-36

* Tratamiento de referencia

Tabla 7. Coeficientes de correlación entre parámetros. Invernadero II. TRC, Tasa relativa de crecimiento. TAN, Tasa de asimilación neta. PAF, Proporción de área foliar. AFE, Área foliar específica. IPF, Índice de peso foliar. IPRp Índice del peso de la raíz principal. Índice de peso de la raíz adventicia IPRa. R/PA, Proporción raíz/parte aérea.

INVERNADERO	II	TRC-TAN	TRC-PAF	TRC-AFE	TRC-IPF	TRC-IPRp	TRC-IPRa	TRC-R/F
Crecimiento		r	r	r	r	r	r	r
30 días								
luz+/agua+		0.830**	-0.313	0.324	-0.596**	0.664**	-0.439	0.618
luz+/agua-		0.901**	-0.761*	0.067	-0.410	0.502*	-0.180	0.438
luz-/agua+		0.555	-0.402*	0.350	-0.452*	0.586**	-0.320	0.461
luz-/agua-		0.540	-0.484	-0.215	-0.451*	0.700***	-0.404	0.435
60 días								
luz+/agua+		0.109	0.568	0.640**	-0.303	0.245	0.166	0.289
luz+/agua-		0.623	-0.329	0.791***	0.093	-0.154	0.165	-0.083
luz-/agua+		0.092	0.307	-0.424	-0.066	0.059	-0.003	0.075
luz-/agua-		0.806**	-0.631	-0.070	-0.148	0.046	0.202	0.149
90 días								
luz+/agua+		-0.363	0.427	0.753***	-0.505*	0.609**	-0.171	0.497*
luz+/agua-		0.450	-0.056	0.864***	-0.523*	0.300	0.444	0.537*
luz-/agua+		-0.059	0.148	-0.023	-0.835***	0.753***	0.602	0.840***
luz-/agua-		0.718*	-0.827**	0.572**	-0.757***	0.653**	0.334	0.769***

Los asteriscos expresan diferencias significativas entre tratamientos *P < 0.05, **P < 0.01, ***P < 0.001.

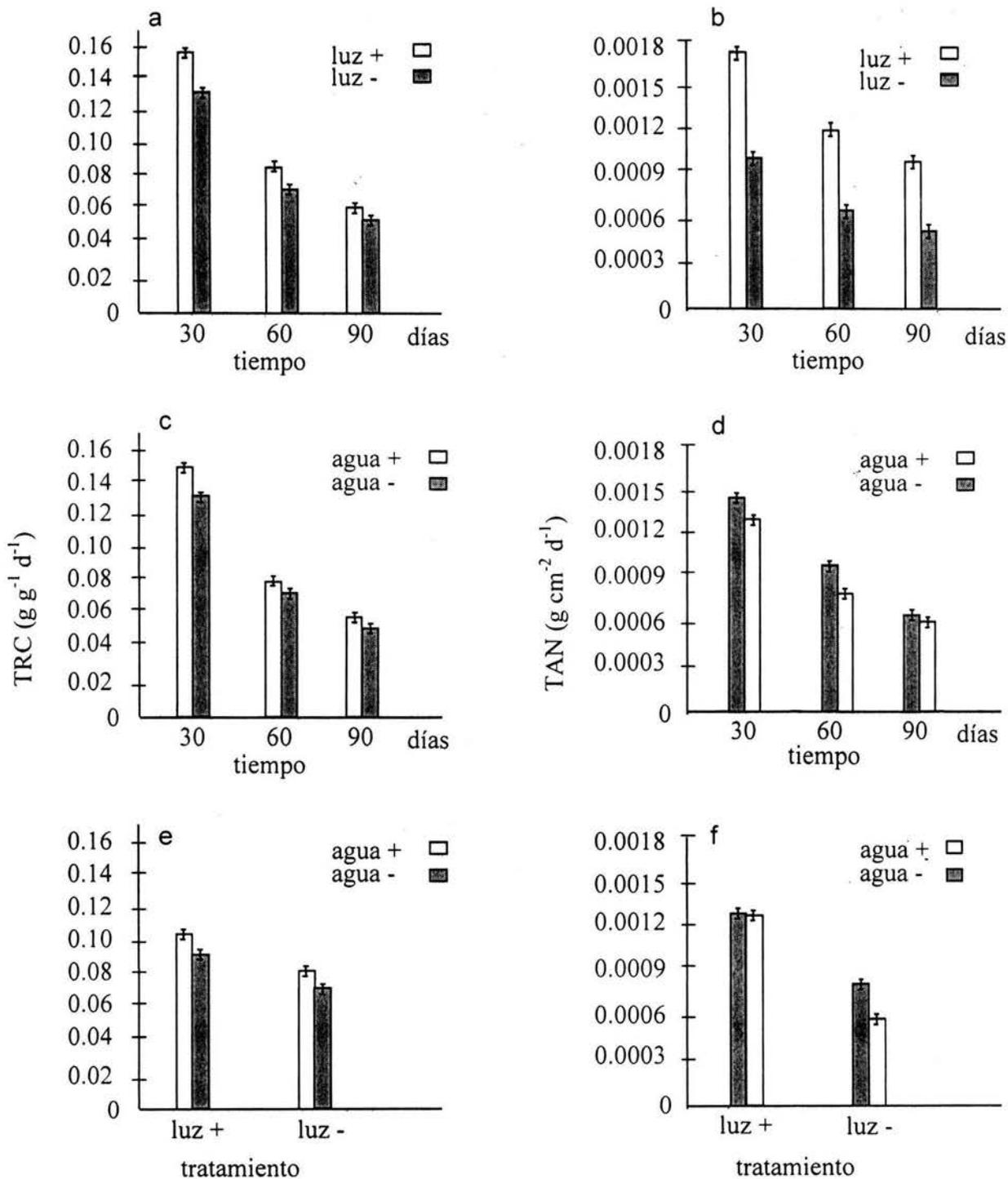


Fig. 9. Tasa relativa de crecimiento (TRC) y tasa de asimilación neta (TAN) presentada por *P. decompositum* a los 30, 60 y 90 días. (a y b luz), (c y d agua) y la interacción de la luz y el agua (e y f).

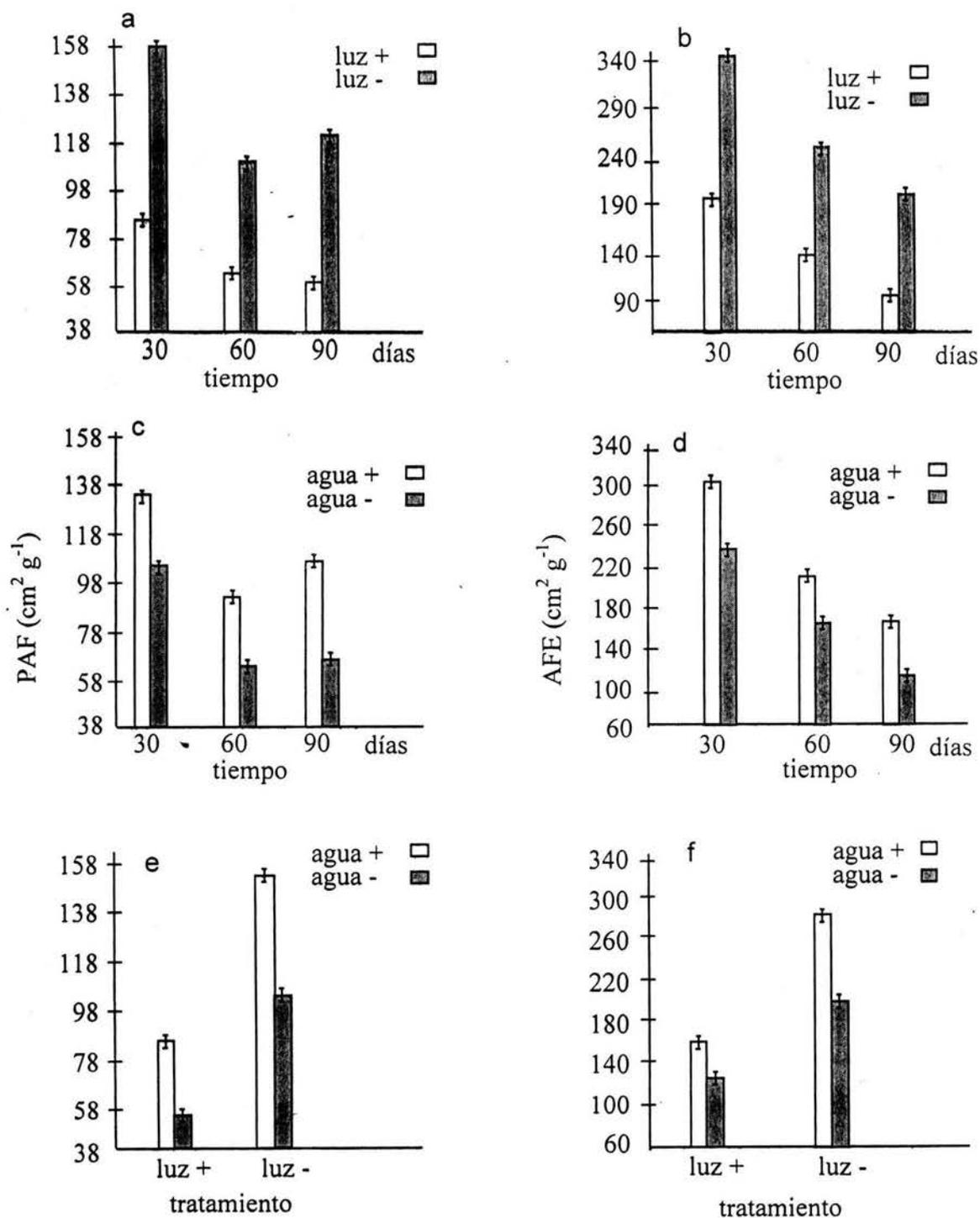


Fig. 10. Proporción de área foliar (PAF) y área foliar específica (AFE) presentada por *P. decompositum* a los 30, 60 y 90 días. (a y b luz), (c y d agua) y la interacción de la luz y el agua (e y f).

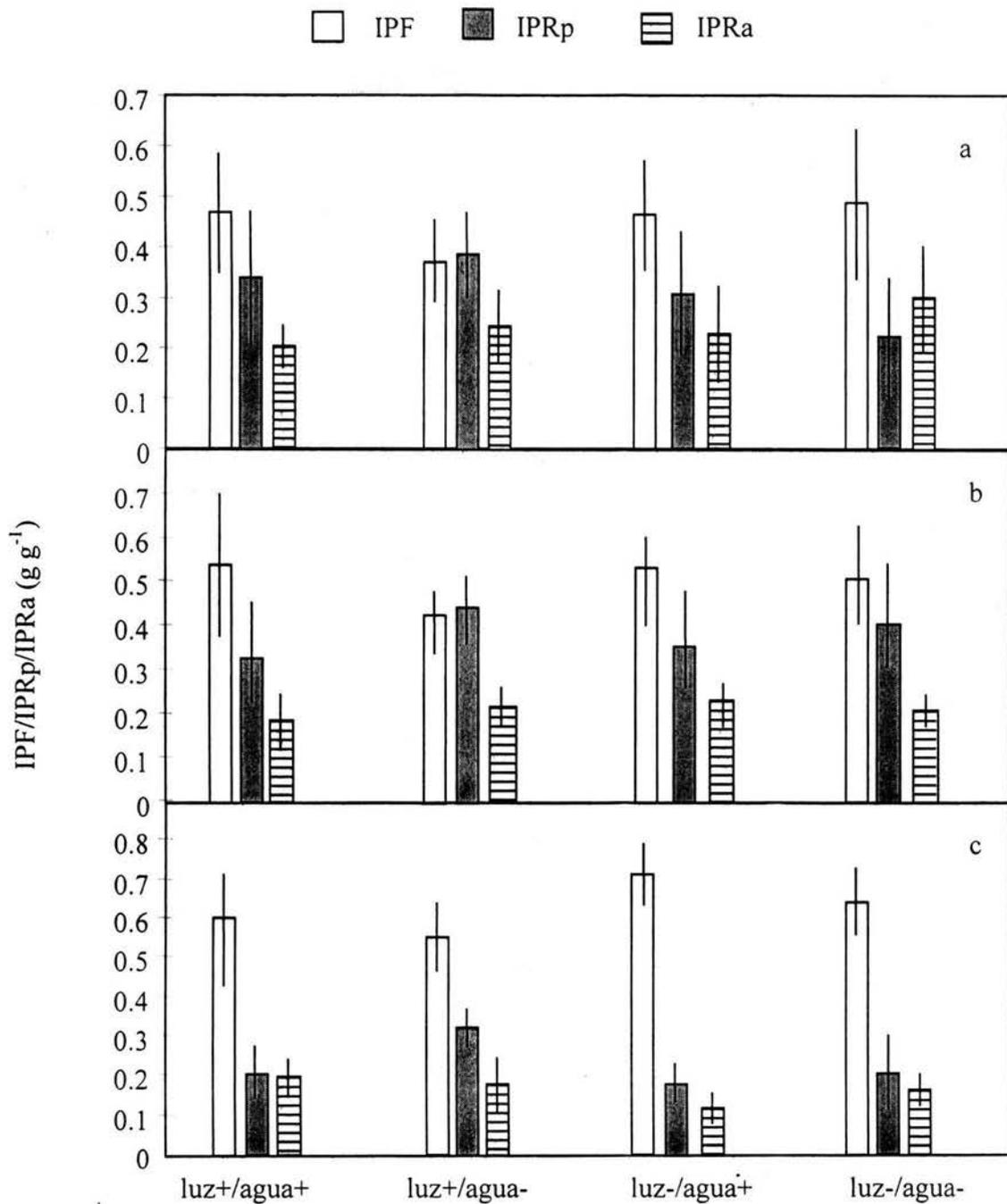


Fig. 11. Patrón de asignación de biomasa: índice de peso foliar (IPF), índice del peso de la raíz principal (IPRp) e índice del peso de la raíz adventicia (IPRa) presentada por *P. decompositum* a los 30 (a), 60 (b) y 90 (c) días bajo tratamientos de mayor y menor disponibilidad de luz y agua.

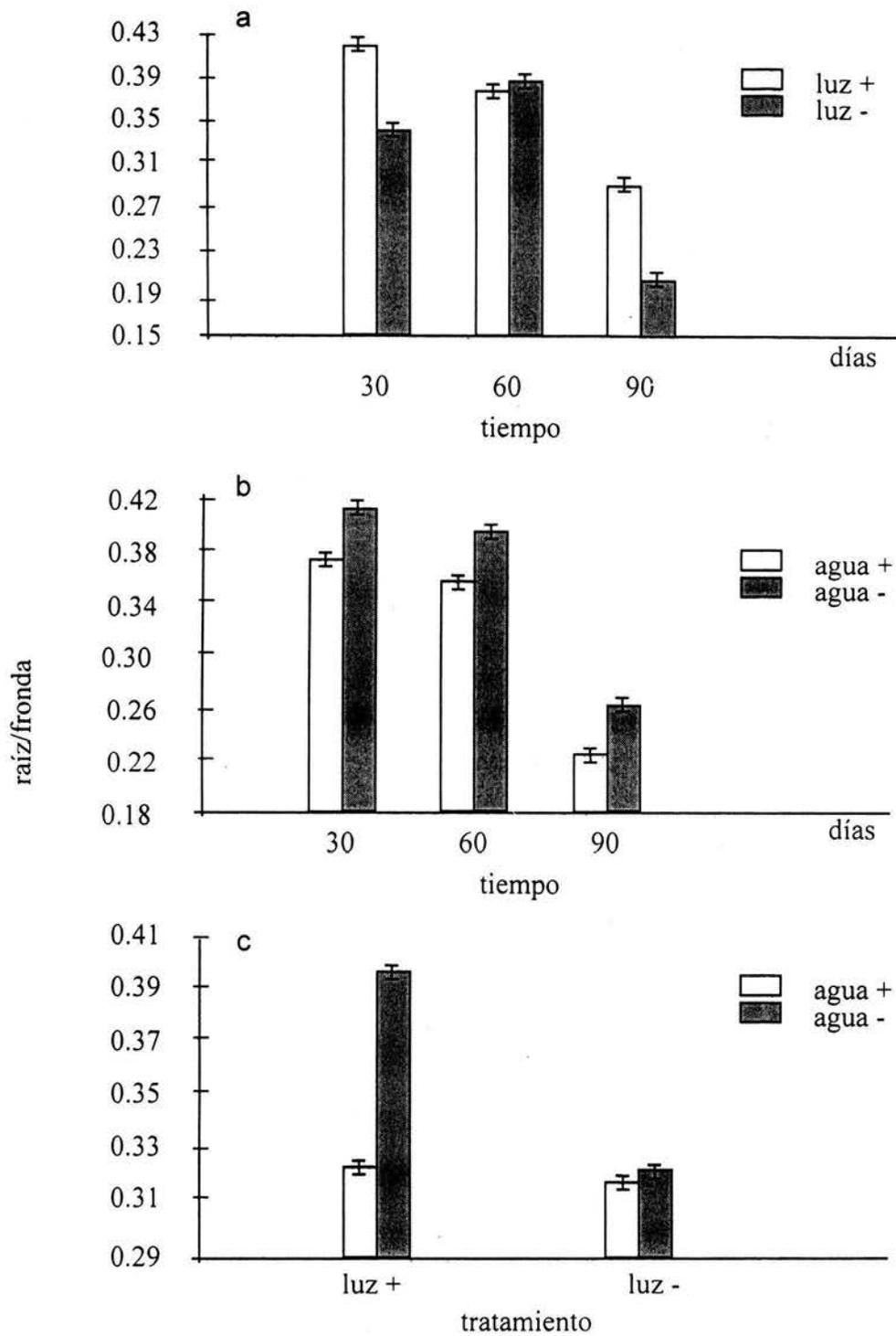


Fig. 12. Proporción raíz/fronda presentada por *P. decompositum* a los 30, 60 y 90 días. a) luz, b) agua y c) la interacción de la luz y el agua.

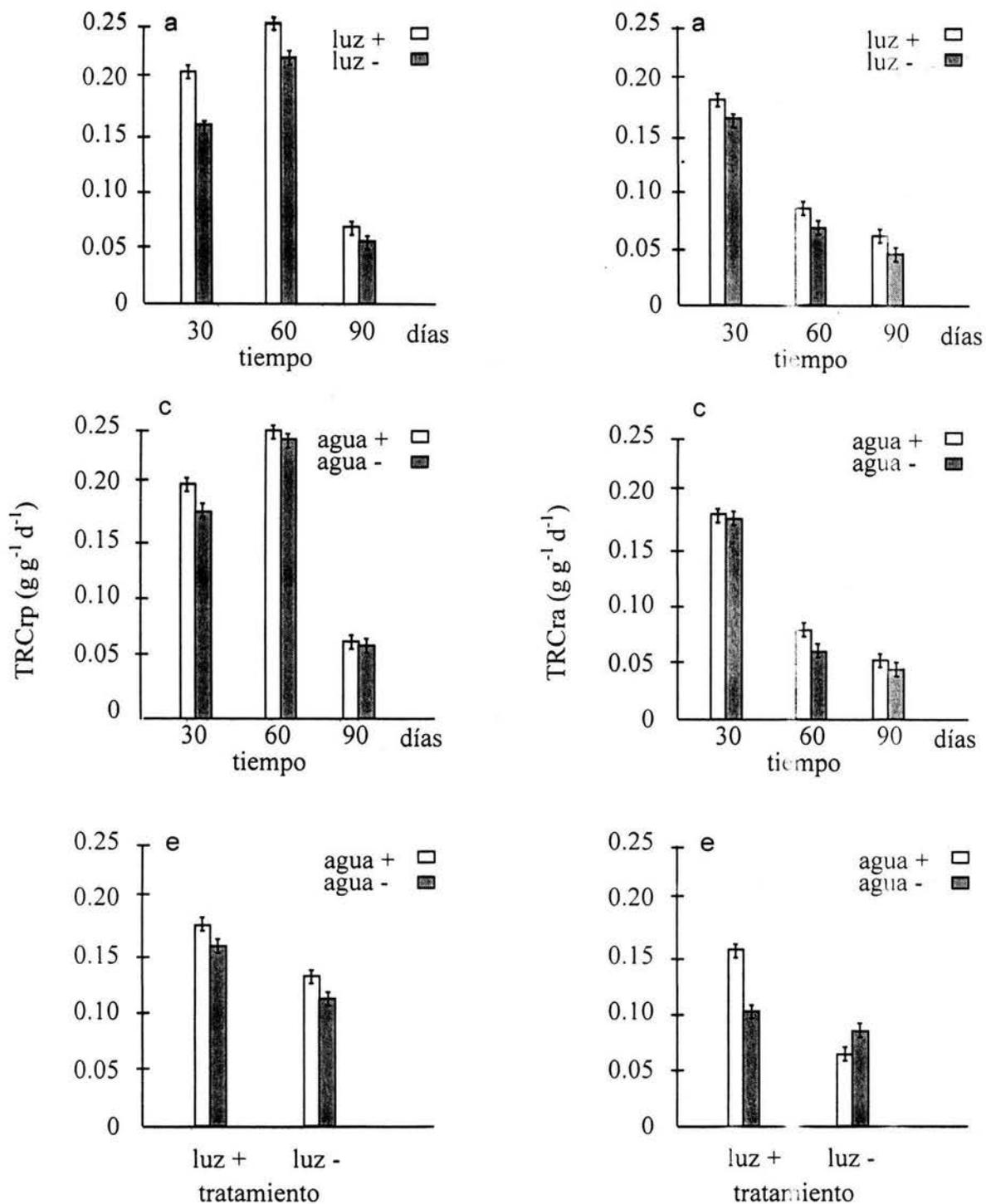


Fig. 13. Tasa relativa de crecimiento de la raíz principal (TRCcp) y tasa relativa de crecimiento de la raíz adventicia (TRCra) presentada por *P. decompositum* a los 30, 60 y 90 días. (a y b luz), (c y d agua) y la interacción de la luz y el agua (e y f).

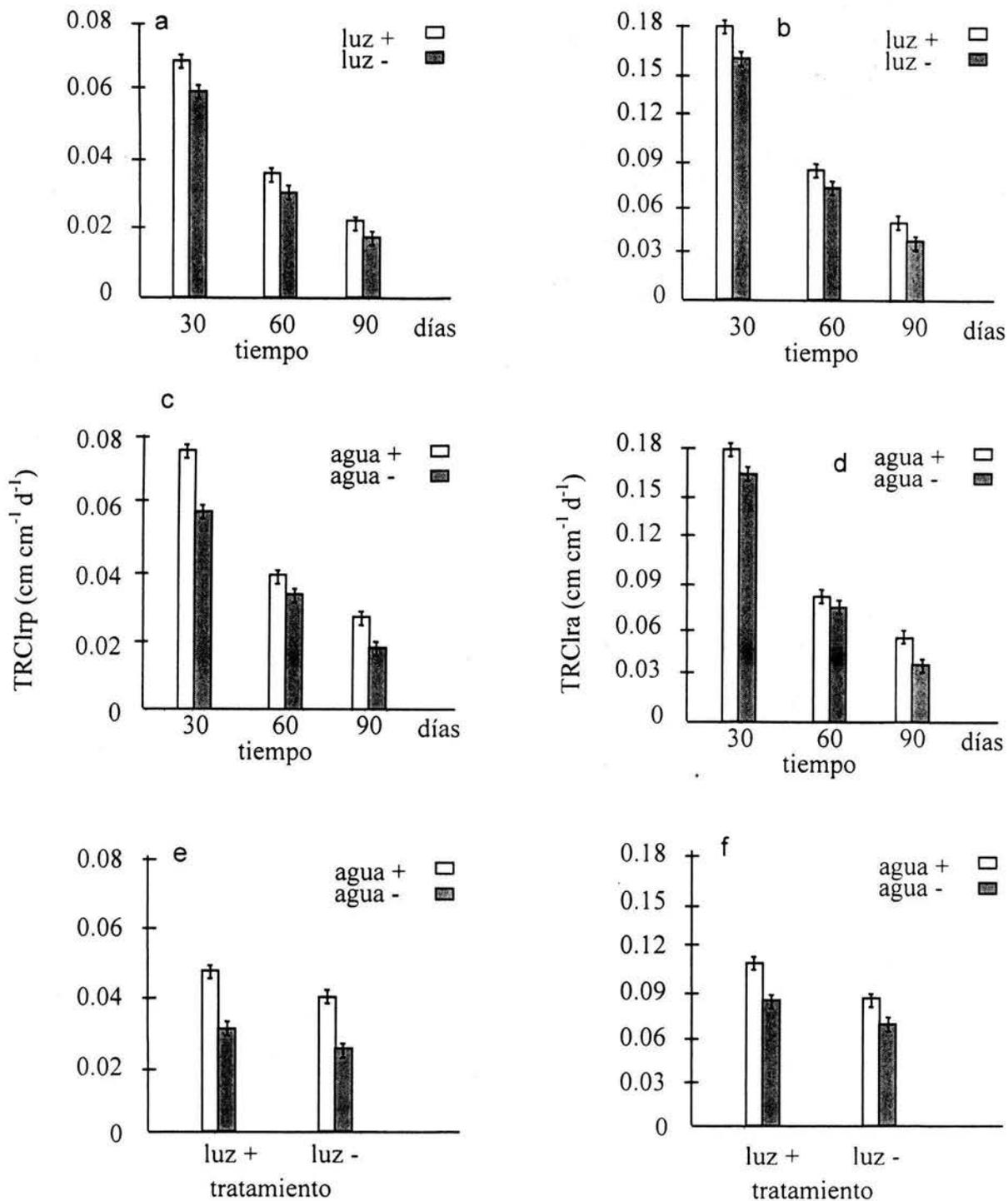


Fig.14. Tasa relativa de crecimiento de la longitud de la raíz principal (TRClrp) y tasa relativa de crecimiento de la longitud de la raíz adventicia (TRClra) presentada por *P. decompositum* a los 30, 60 y 90 días. (a y b luz), (c y d agua) y la interacción de la luz y el agua (e y f).

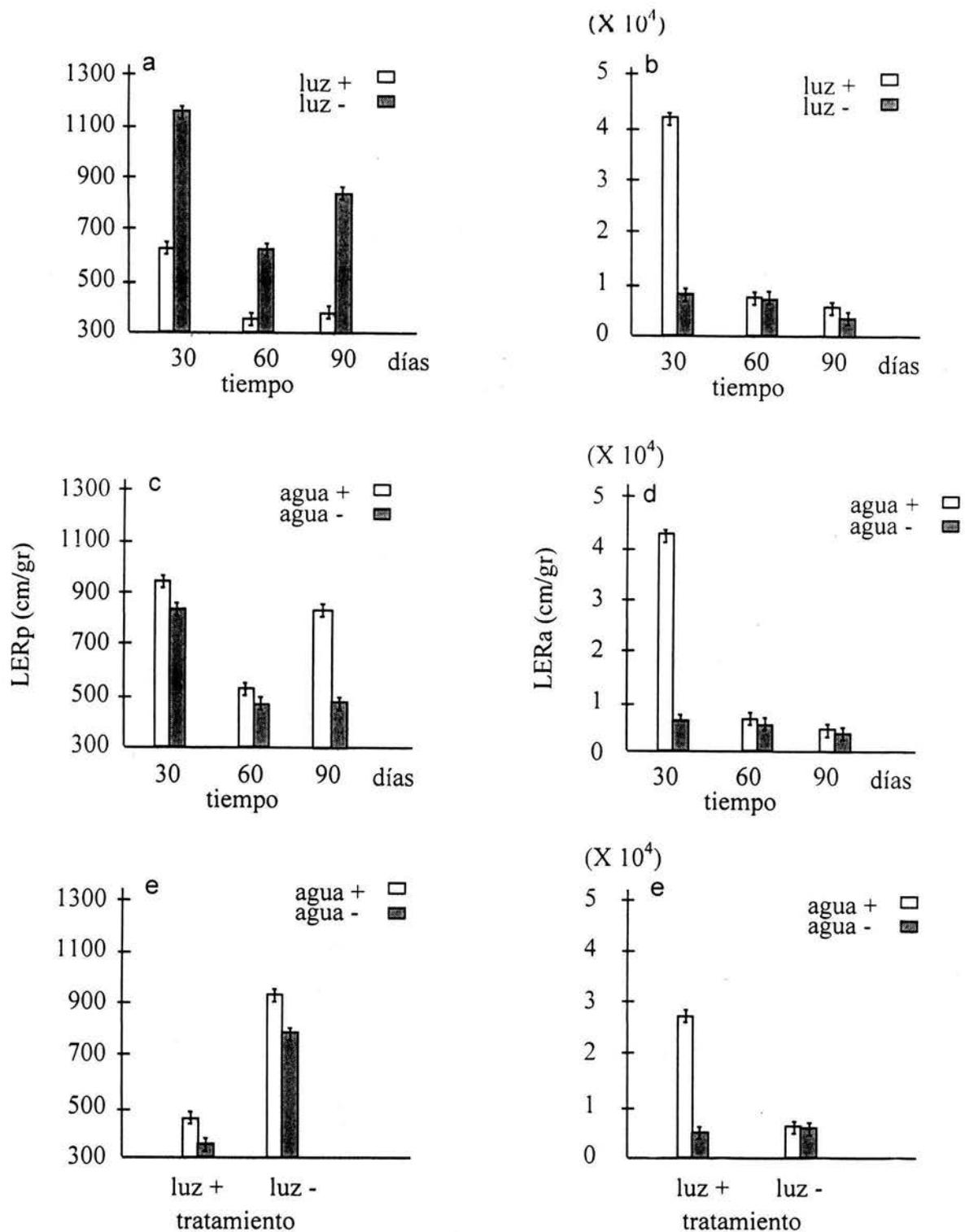


Fig. 15. Longitud específica de la raíz principal (LERp) y longitud específica de la raíz adventicia (LERa) presentada por *P. decompositum* a los 30, 60 y 90 días. (a y b luz), (c y d agua) y la interacción de la luz y el agua (e y f).

DISCUSIÓN

Tanto en el invernadero I como en el invernadero II, el tratamiento luz+/agua+ favoreció la producción de biomasa y el desarrollo de la raíz de las plantas en los diferentes períodos de crecimiento. Aunque la TRC también fue mayor en dicho tratamiento todos los valores de ésta fueron bajos, por lo que *Psacalium decompositum* fue considerada una especie de lento crecimiento. Con el propósito de explicar con detalle el comportamiento de las variables de crecimiento sobre las plantas entre los diferentes tratamientos de ambos invernaderos y debido a que éstos presentaron diferentes condiciones ambientales, se dispuso particularizar cada una de las variables y discutir por separado el crecimiento de las plantas de cada invernadero.

Invernadero I

LUZ

Biomasa. Se observó que *P. decompositum* presentó variación en la producción de biomasa. La mayor biomasa la presentaron las plantas que crecieron en mayor disponibilidad de luz, donde alcanzaron un promedio de peso seco de 0.044 g a los 60 días de crecimiento y 0.148 g. a los 90 días; mientras que las que crecieron bajo sombra obtuvieron 0.027 g. a los 60 días y .065 g. a los 90 días. La tendencia que se observó en los dos períodos de crecimiento fue similar. Pandey y Sinha (1979) establecen que las diferencias en la biomasa se relaciona con la eficiencia fotosintética de las hojas, la cual aumenta cuando estas crecen a la luz, no obstante la producción de biomasa de *P. decompositum* en general fue baja con respecto a valores citados para plantas herbáceas de rápido crecimiento (Poorter y Remkes 1990).

Variables de crecimiento. *Psacalium decompositum* exhibió respuestas similares a las documentadas para especies adaptadas a sitios con poca disponibilidad de luz (Grime 1982, Grime y Campbell 1991). Su TRC fue lenta tanto en la luz como en la sombra de acuerdo con los valores reportados por Poorter y Remkes (1990), Huante *et al.* (1998) y Huante y Rincón (1998) para especies herbáceas y arbóreas de lento crecimiento, crecidas en invernaderos en condiciones sombra. Una comparación de la TRC de *P. decompositum* con las especies reportadas por los anteriores autores se presenta en la tabla 8.

Tabla 8. Comparación de valores de la TRC de *Psacalium decompositum* con la de otras especies con diferentes edades y crecidas en condiciones de invernadero reportadas por diferentes autores

Especie	Forma de vida	Edad (días)	Cond. crecim.	TRC	Autor
<i>Psacalium decompositum</i>	Hierba perenne	60	luz+	0.057*	
<i>Psacalium decompositum</i>	Hierba perenne		luz-	0.045*	
<i>Psacalium decompositum</i>	Hierba perenne	90	luz+	0.084*	
<i>Psacalium decompositum</i>	Hierba perenne		luz-	0.065*	
<i>Psacalium decompositum</i>	Hierba perenne	30	luz+	0.152**	
<i>Psacalium decompositum</i>	Hierba perenne	30	luz-	0.136**	
<i>Psacalium decompositum</i>	Hierba perenne	60	luz+	0.078**	
<i>Psacalium decompositum</i>	Hierba perenne	60	luz-	0.065**	
<i>Psacalium decompositum</i>	Hierba perenne	90	luz+	0.053**	
<i>Psacalium decompositum</i>	Hierba perenne	90	luz-	0.046**	
<i>Brachipodium pinnatum</i>	Hierba perenne	17	luz-	0.174	Poorter y Remkes 1990
<i>Briza media</i>	Hierba perenne	17	luz-	0.157	Poorter y Remkes 1990
<i>Corynephorus canescens</i>	Hierba perenne	17	luz-	0.113	Poorter y Remkes 1990
<i>Cynosurus cristatus</i>	Hierba perenne	17	luz-	0.176	Poorter y Remkes 1990
<i>Deschampsia flexuosa</i>	Hierba perenne	17	luz-	0.135	Poorter y Remkes 1990
<i>Festuca ovina</i>	Hierba perenne	17	luz-	0.132	Poorter y Remkes 1990
<i>Pimpinella saxifraga</i>	Hierba perenne	17	luz-	0.171	Poorter y Remkes 1990
<i>Trichilia trifolia</i>	árbol	52	luz-	0.045	Huante <i>et al.</i> 1998
<i>Celaenodendron mexicanum</i>	árbol	42	luz-	0.016	Huante <i>et al.</i> 1998
<i>Celaenodendron mexicanum</i>	árbol	84	luz-	0.015	Huante y Rincón 1998

*Condiciones de Invernadero I

**Condiciones de Invernadero II

La poca producción de biomasa y la lenta tasa de crecimiento que presentó *P. decompositum* hacen considerarla como una especie tolerante a restricciones como indica Grime (1982). Desde el punto de vista ecológico estas características pueden ser una ventaja para esta especie que crece en condiciones de sombra (sotobosque) y en suelos poco fértiles, debido a que durante los períodos en los que los recursos son más fácilmente obtenibles, es posible que la captación exceda su tasa de utilización, permitiendo la acumulación de reservas que pueden ser utilizadas en el siguiente año de crecimiento (Mooney et al. 1986; Chapin 1991; Mei Liu et al. 1993). En este sentido, aunque *P. decompositum* es una especie perenne caducifolia su comportamiento es similar a algunas especies bianuales como *Arctium tomentosum* (Steinlein et al. 1993). Algunos estudios sugieren que el potencial de la TRC de las especies está correlacionada con la disponibilidad de recursos de los hábitats donde éstas crecen (Poorter y Remkes 1990)

Cuando se comparó el comportamiento de *P. decompositum* a la luz, resultó evidente una respuesta amplia y manifiesta a dicho factor, debido a que las plantas crecieron en intensidades de 70 y 300 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. La sombra provocó que las plantas disminuyeran su TRC y TAN pero su crecimiento continuó; en contraste, la PAF se incrementó, y de alguna manera compensó el decremento de la TAN, es decir, que la mayor asignación de recursos hacia las hojas fue a expensas de la producción de la raíz debido a que la relación R/F disminuyó (Bloom et al. 1985). De esto se infiere que la respuesta que presentó *P. decompositum* puede ser considerada como una plasticidad morfológica y fisiológica, si se considera la respuesta en la TAN como un parámetro indicador de una respuesta de actividad fotosintética de las plantas.

Al observar los porcentajes de cambio o variación en los parámetros de crecimiento entre los tratamientos de luz fue evidente que la PAF y sus componentes AFE e IPF mostraron porcentajes mayores en comparación con el IPR, de esto se infiere que la parte aérea o fronda de *P. decompositum* fue más sensible a los efectos de la luz en comparación con la raíz.

El parámetro que mejor se correlacionó con la TRC en los primeros 60 días de crecimiento fue la TAN. En contraste, la correlación de la PAF con la TRC fue débil tanto a los 60 como a los 90 días de crecimiento, esto contrasta con la mayoría de los resultados obtenidos con plantas herbáceas como *Festuca ovina* y *Briza media* (Poorter y Remkes 1990), en especies arbóreas como *Acacia farnesiana* y *Caesalpinia coriaria* (Huante *et al.* 1998) y en especies cultivadas como *Hordeum spontaneum* y *H.chilense* (Van Rijn *et al.* 1998) donde el parámetro que más influyó sobre el comportamiento de la TRC entre estas especies fue la PAF. Sin embargo, concuerdan con los de Eagles (1967) quien encontró que las diferencias en la TRC entre diferentes variedades de *Dactylis glomerata* sometidas a diferentes temperaturas se relacionaron con diferencias en la TAN.

Al final del experimento (90 días) la correlación entre la TAN y la TRC de *P. decompositum* fue débil. Ésta tendencia, de acuerdo con Grime (1982), se relaciona con la habilidad de las plantas para mantener la biomasa que producen al inicio, cuando el crecimiento es rápido, sobre todo cuando crecen bajo condiciones de estrés, lo cual es esencial para el crecimiento y sobrevivencia de las especies.

La correlación entre la TCR y la PAF fue débil en todos los tratamientos tanto a los 60 como a los 90 días. En los tratamientos de mayor disponibilidad de luz la TAN se incrementó y la PAF decreció (Figs. 3 y 4). El aumento de la TAN se asocia con el aumento de la tasa fotosintética por unidad de área foliar (Poorter y Van der Werf 1998), mientras que el decremento de la PAF se relaciona con el aumento en la biomasa de tejido no fotosintético como por ejemplo los rizomas, en éste caso *P. decompositum* aumentó su IPR (Poorter y Remkes 1990). En los tratamientos de sombra la tendencia fue opuesta, en éste caso el aumento de biomasa foliar fue a expensas de la producción de la raíz.

Específicamente la TAN representó indirectamente un reflejo de la importancia de la eficiencia fotosintética de las hojas de *P. decompositum* en los primeros 60 días de crecimiento, aún en condiciones de poca disponibilidad de luz, donde además fue evidente la tendencia de estas de aumentar su AFE (Fig. 4) y presentar valores altos de su relación raíz/fronda (Fig. 6). Éstos mecanismos de acuerdo a Salisbury y Ross (1992), Kozlowski *et*

al. (1991), Ceulemans y Saugier (1991) y Fitter y Hay (1987) son ajustes que realizan las especies a cambios en la disponibilidad de recursos para maximizar su tasa de crecimiento.

Las correlaciones de la PAF y sus componentes AFE e IPF con la TRC fueron muy débiles e insignificantes, por lo tanto parecieron no ser tan importantes en la variación de la TRC de *P. decompositum*, esto indica que por encima de la cantidad de área foliar producida así como la morfología de las hojas o su composición química, se encuentra la eficiencia fotosintética de éstas, a la cual posiblemente puede estar asociada una tasa respiratoria baja, esto le permitiría a esta especie compensar una menor producción de fotosintatos (Hunt 1990, Oren et al. 1986).

Patrón de asignación. El patrón general de asignación de biomasa presentado por *P. decompositum* tanto a los 60 como a los 90 días de crecimiento se caracterizó por mayor asignación a la raíz. La tendencia presentada tanto en luz como en sombra fue similar pero con diferentes magnitudes. El valor promedio de la R/F en los primeros 60 días de crecimiento fue de 2.1 mientras que a los 90 fue de 2.7 (Tabla 2) lo que describe un mayor crecimiento a favor de la parte subterránea ($R/PA > 1$). Por otro lado, los valores de la IPR fueron superiores a los del IPF con lo cual se reforzó la idea de que *P. decompositum* manifestó un mecanismo de optimización en el crecimiento de la raíz. Sin embargo, para entender el patrón de asignación que presentó la especie, es necesario describir las etapas de desarrollo y la duración de éstas, las cuales se obtuvieron mediante datos de campo y que se refieren en el cuadro 1.

Cuadro 1. Etapas fenológicas de *Psacalium decompositum*

Etapas fenológicas de <i>P. decompositum</i>	Estacionalidad (mes)
rebrote	inicios de mayo
expansión de hojas	finales de mayo
floración (>1 año) germinación (<1 año)	mediados de junio
fructificación	finales de junio e inicios de agosto
post-maduración	finales de septiembre
crecimiento de la parte subterránea	↑ junio ↓ octubre
ausencia de crecimiento (inicios del invierno)	finales de octubre e inicios de noviembre

El experimento se realizó en el mes de agosto y finalizó a inicios del mes de octubre. tiempo en el cual las hojas presentaban síntomas de senescencia, por lo que probablemente ocurrió una translocación de reservas hacia las raíces que posiblemente influyó en el aumento de la proporción R/F; no se descarta por lo tanto que este patrón de asignación sea más una respuesta de *P. decompositum* relacionada a modelos estacionales de crecimiento y desarrollo de la raíz, los cuales se encuentran bajo control genético y por características propias de los hábitats (Mei Liu *et al.* 1993) y no tanto a los efectos de los tratamientos de luz. Desde el punto de vista ecológico éste patrón le permite a ésta especie sobrevivir a las bajas temperaturas del invierno en la Sierra Tarahumara, y reasumir su crecimiento en la primavera siguiente (Mooney *et al.* 1986). Los modelos estacionales de crecimiento y desarrollo de la raíz se han documentado en otras herbáceas perennes caducifolias de climas templados como *Panax ginseng* (Mei Liu *et al.* 1993). La correlación entre la R/F y la TRC fue débil por lo que las variaciones en la asignación a las raíces probablemente no esta asociada a variaciones intraespecíficas de la TRC.

AGUA

La disponibilidad de agua no afectó de manera considerable a la TRC y los parámetros de crecimiento. Aunque es importante considerar que la reducción en la disponibilidad de agua provocó una disminución tanto en la PAF como el AFE de las plantas, éste decremento de acuerdo a Hsiao y Xu (2000) puede ser atribuible a la sensibilidad del crecimiento expansivo de las hojas al estrés hídrico. Se ha documentado que la disminución del área foliar en las plantas que crecen bajo estrés hídrico causa una menor intercepción de radiación solar y un decremento en las tasas de transpiración en comparación con la plantas que crecen en capacidad de campo (Bradford y Hsiao 1982). De esta manera ante un suministro restringido de agua, la reducción del área foliar en *P. decompositum* parece ser un mecanismo para reducir la pérdida de agua por transpiración. Este tipo de mecanismos ha sido reportadas en plántulas de *Bischofia javanica* (Kamaluddin y Grace 1993).

Desarrollo de la raíz

LUZ

Es importante anteponer que el termino raíz se refirió de manera general en el presente trabajo a la estructura subterránea de las plantas. El balance general sobre la eficacia en el crecimiento de la raíz se derivó a partir de la tasa relativa de crecimiento de la raíz (TRCr), la tasa relativa de crecimiento de la longitud de la raíz (TRClr) y la longitud específica de la raíz (LER) (Tabla 3). Estas variables exhibieron una tendencia similar a la TRC la cual incluye también el crecimiento de las raíces. En el presente trabajo se encontró que el crecimiento de las raíces de *P. decompositum* incrementa cuando crecen bajo mayor disponibilidad de luz. Al considerar los porcentajes de cambio se observó que la TRCr y la TRClr variaron en menor proporción entre los tratamientos de luz y sombra en comparación con la LER (Tabla 3), donde sus valores se vieron reducidos en un 40% promedio cuando las plantas crecieron bajo sombra, sin embargo los valores de la LER fueron altos tanto en luz como en sombra. Esto concuerda con lo expuesto por Boot (1989) quien manifiesta que las especies de lento crecimiento presentan valores altos de LER en comparación con las de crecimiento rápido, no obstante contrastan con lo expuesto por el mismo autor en el sentido de que las raíces de *P. decompositum* a pesar de que se considera una especie de lento crecimiento, presentan una respuesta amplia y notable en su crecimiento cuando crecen bajo condiciones contrastantes de luz; esta observación fue apoyada en el 40% de cambio encontrado en la LER.

AGUA

Las condiciones en la disponibilidad de agua no afectaron a las variables de crecimiento de la raíz, lo que refuerza la idea que las raíces de *P. decompositum* son menos sensibles que la fronda a cambios en la disponibilidad de recursos, en éste caso agua. Los valores de la TRCr, TRClr y la LER fueron ligeramente mayores en el tratamiento de menor disponibilidad de agua con luz (agua-/luz+), lo que refuerza la idea que ésta especie es tolerante a restricciones , lo cual es importante considerar para los programas de cultivo.

INVERNADERO II

producción de biomasa. El peso seco obtenido por las plantas al final del experimento (90 días) fue mayor en comparación con las plantas crecidas en el invernadero I en el mismo período de tiempo. Es importante considerar que en el invernadero II tanto la radiación fotosintéticamente activa (RFA) como la temperatura promedio fueron superiores a las obtenidas en el invernadero I (tabla 1), por lo que las diferencias en las condiciones ambientales que prevalecieron en ambos invernaderos pueden indicar las posibles razones de las diferencias en la producción de biomasa de las plantas.

De manera reiterada fue evidente que la mayor disponibilidad de luz estimuló mayor producción de biomasa en comparación con la sombra. En este sentido, la respuesta de *P. decompositum* a este factor fue todavía más amplia, puesto que las plantas crecieron en intensidades de 400 y 1000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$; sin embargo, es posible que la saturación lumínica en las hojas se haya dado a menor intensidad. De acuerdo a Long y Hallgren (1981) las plantas que crecen asociadas a la sombra como el caso de *P. decompositum* son incapaces de aprovechar la luz adicional por encima de 500 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Los resultados sugieren que esta especie presenta un mecanismo de respuesta facultativa hacia la luz, debido a que es capaz de fotosintetizar en condiciones contrastantes de intensidad lumínica, lo cual es importante considerar para los programas de cultivo y restauración.

Por otro lado, se han reportado los efectos de la temperatura sobre la producción de biomasa en plántulas de *Crotalaria juncea* y *C. sericea* (Pandey y Sinha 1979) donde los valores más altos se obtuvieron a temperaturas de 25°C en las primeras etapas de crecimiento. Resultados similares son los de Eagles (1967) con plántulas de *Dactylis glomerata*. En éste caso la biomasa de las plantas se incrementó en las primeras etapas de crecimiento con temperaturas por arriba de 20°C seguida posteriormente de un decremento. El comportamiento de *P. decompositum*, aunque no se consideró dicho factor, fue similar a las especies descritas anteriormente. Sin embargo, dicho comportamiento es engañoso,

particularmente porque las plantas que crecieron en el invernadero I produjeron en promedio 0.151 g. de biomasa cuando crecieron bajo una intensidad de $300 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ mientras que las del invernadero II produjeron 0.139 g. cuando crecieron a $400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, es decir, la producción de biomasa fue similar aun cuando la diferencia en temperatura entre los invernaderos fue de 6°C , por lo que particularmente fue la luz el factor que más influyó en la producción de biomasa y no tanto la temperatura.

Variables de crecimiento. Los valores máximos de la TRC se obtuvieron a los 30 días de crecimiento en los tratamientos de mayor disponibilidad de luz, aunque la tendencia fue la misma en los tratamientos de sombra, la magnitud fue menor. A los 60 y 90 días se observó un retraso, este comportamiento se relaciona con la eficiencia fotosintética de las hojas, la cual decrece con la edad (Ashton y Berylin 1994). Desde el punto de vista fisiológico la fotosíntesis neta se incrementa linealmente con el incremento en las concentraciones de nitrógeno en las hojas, las cuales siempre son más altas en las hojas jóvenes y menores en las hojas con mayor edad (Mooney y Winner 1991, Ashton y Berylin 1994). En plántulas de algunas especies del genero *Quercus* se ha reportado que la máxima eficiencia fotosintética se alcanza entre los primeros 10 y 20 días después de la emergencia seguida por una rápida disminución. Esta tendencia se ha observado también en especies herbáceas como *Amaranthus hypocondriacus* (Díaz 1994). No obstante pocos fueron los cambios en las características de lento crecimiento entre las plántulas de *P. decompositum* del invernadero I y II.

Desde el punto de vista ecológico una de las posibles causas del retraso en la tasa relativa de crecimiento de *P. decompositum* fue la translocación de fotosintatos hacia las raíces donde son almacenados. Este proceso empieza en las primeras etapas del desarrollo de las plántulas y provee de los recursos necesarios para el crecimiento en el siguiente año (Garnier et al. 1989)

Las correlaciones que se encontraron entre la TAN y la TRC refuerzan lo mencionado arriba. En los primeros 30 días de crecimiento las diferencias en la TRC entre los tratamientos de mayor disponibilidad de luz fue claramente el resultado de diferencias en la

TAN. Sin embargo, al final del experimento dichas correlaciones se tornaron débiles (90 días). Los resultados contrastan con lo descrito por Poorter y Van der Werf (1998) en el sentido de que generalmente es la PAF y no la TAN la principal variable que determina las diferencias inherentes en la tasa de crecimiento entre especies herbáceas.

La PAF no exhibió una clara correlación con la TRC y en general solamente fue patente una correlación negativa entre estas variables a los 90 días de crecimiento ($r = -0.827$ $P < 0.01$ en luz-/agua-) (tabla 7). El área foliar específica (AFE) pareció ser el parámetro más importante que explica la variación en la TRC al final del experimento en los tratamientos de mayor disponibilidad de luz ($r = 0.753$, $P < 0.001$ en luz+/agua+ y $r = 0.0864$, $P < 0.001$ en luz+/agua-) lo que sugiere la importancia de las características morfológicas o bien la composición química de las hojas sobre la TRC de *P. decompositum* (Poorter y Remkes 1990).

Los porcentajes de cambio de los parámetros de crecimiento entre los diferentes tratamientos demostraron nuevamente que la parte aérea de *P. decompositum* es más sensible a los efectos de la luz en comparación con las raíces. La característica principal de las plantas que crecieron bajo sombra fue incrementar la asignación de recursos hacia las hojas a expensas de la producción de raíz, donde los valores del IPRp y IPRa disminuyeron.

P. decompositum modificó su patrón de asignación de biomasa en relación a las plantas crecidas en el invernadero I, contrariamente exhibió una clara tendencia de mayor crecimiento a favor de la biomasa foliar. Los valores promedio de la R/PA en los tres períodos de crecimiento fueron de 0.399, 0.375 y 0.240 respectivamente ($R/PA < 1$); lo que describe un mayor crecimiento a favor de la fronda.

Por otro lado los valores del IPF fueron superiores a los valores del IPRp y IPRa (Tabla 4) lo que ratificó que *P. decompositum* manifestó una estrategia de optimización en el crecimiento de la parte aérea. Es importante considerar nuevamente la posible respuesta de esta especie a modelos estacionales de crecimiento y desarrollo (Mei Liu *et al.* 1993), debido a que el experimento en el invernadero II se realizó a inicios del mes de marzo y concluyó a finales del mes de mayo período en el cual la especie lleva a cabo la expansión

de las hojas, por lo que la mayoría de los fotosintatos pudieron ser canalizados a la optimización del crecimiento de la fronda.

No obstante, que los resultados indican una tendencia de mayor asignación a la fronda es necesario considerar que las raíces de las plantas crecidas en el invernadero II se dividieron en raíces principal y adventicias, por lo que la adición de estos dos valores pueden modificar la R/F y aproximarla a valores cercanos a 1 ($R/PA = 1$) lo que indicaría un equilibrio en el crecimiento de la raíz y la parte aérea.

AGUA

Producción de biomasa y TRC. Los resultados demostraron que cuando las plantas crecieron bajo menor disponibilidad de agua su producción de biomasa y TRC fueron restringidas, de acuerdo con Lambers et al. (1998) la baja disponibilidad de agua en el suelo produce un déficit hídrico en el tejido de las plantas alterando su crecimiento. (Rawson y Turner 1982) argumentan que la alteración del ritmo de crecimiento producto del déficit hídrico en algunas especies puede ser el resultado de un mecanismo de retroalimentación requerido para mantener un balance funcional entre el sistema de raíces y parte aérea.

Variables de crecimiento. La baja disponibilidad de agua provocó una disminución de manera general en la TAN, Barradas (1991) argumenta que este déficit causa con frecuencia el cierre estomático y como consecuencia una reducción en la tasa fotosintética medida indirectamente a través de la TAN. Tanto la PAF como el AFE y el IPF también se vieron afectadas por la baja disponibilidad de agua pero solamente en el tratamiento de luz donde la temperatura fue más alta; ésta tendencia se observó en todos los períodos de crecimiento (30, 60 y 90 días). En dicha condición posiblemente la transpiración fue mayor; por lo que la disminución de los valores de estas variables de acuerdo a Bradford y Hsiao (1982) pareció ser un mecanismo para reducir la pérdida de agua mediante la disminución del área foliar de las plantas.

Los tratamientos de capacidad de campo y capacidad al 50% no exhibieron un efecto claro sobre el IPRp e IPRa lo que ratifica que las raíces de *P. decompositum* son menos sensibles a los cambios en la disponibilidad de agua y luz como se vio anteriormente (Tschaplinski y Blake 1992).

Desarrollo de la raíz

LUZ

Para corroborar la eficacia en el crecimiento de las raíces de las plantas crecidas en el invernadero II con respecto a las crecidas en el invernadero I se consideraron por separado la raíz principal y raíces adventicias a partir de las tasas de crecimiento de la raíz principal y adventicia TRC_{rp}-TRC_{ra} respectivamente, tasas de crecimiento de la longitud de la raíz principal y adventicia TRCl_{rp}-TRCl_{ra} y longitud específica de la raíz principal y adventicia LER_p-LER_a respectivamente.

Aunque la TRC_{rp} y TRC_{ra} manifestaron la misma tendencia tanto en luz como en sombra, se observó nuevamente que las mayores magnitudes se relacionaron con el tratamiento de luz. Diferentes estudios han documentado que algunas especies tienden a favorecer el crecimiento de raíces bajo esta condición debido a que la cantidad de fotosintatos que se producen en condiciones de mayor disponibilidad de luz en relación a la sombra es más elevada, por lo que la disponibilidad de estos recursos para el crecimiento de las raíces también es más elevado (Grime et al. 1986).

En el caso específico de la TRCl_{ra} y TRCl_{rp} se observó que solamente la longitud de las raíces adventicias se vio beneficiada por la mayor disponibilidad de luz. Mientras que la longitud de la raíz principal pareció no ser tan afectada. En éste sentido Fitter y Stickland (1991) sugieren que para las especies de lento crecimiento es importante la captura de recursos del suelo cuando el crecimiento es activo, mecanismo que generalmente realizan las raíces adventicias. La disponibilidad cambiante de recursos en el ambiente, en este caso

la luz, determina un desarrollo estacional de las raíces, donde las diferencias de asignación de recursos entre los diferentes tipos de raíz genera variabilidad en la longitud entre un tipo de raíz y otro, lo cual depende del período de crecimiento (Mei Liu *et al.* 1993). El período **estacional (mayo) en el que se realizó el presente experimento** correspondió a la época de crecimiento activo de *P. decompositum* donde el aumento en la longitud de las raíces adventicias probablemente benefició el crecimiento de toda la planta mediante mayor captura de recursos, los cuales son utilizados de acuerdo a Mooney (1987) por las herbáceas perennes, anuales y bianuales principalmente para el crecimiento de estructuras reproductivas más que para el de las estructuras de almacenamiento como los rizomas.

La LERa fue mayor a la LERp tanto en luz como en sombra, de acuerdo con Fitter y Stickland (1991) la LER esta relacionada con el grosor de las raíces, donde valores altos se refieren principalmente a raíces finas mientras los valores menores a raíces gruesas, nuestros resultados se apegan a este supuesto.

Al considerar los porcentajes de cambio se observó que las TRCrp-TRCra, TRClrp-TRClra y LERp-LERa fueron afectadas de manera más notable a los 90 días de crecimiento, situación que coincide con el aumento de los valores de la PAF y AFE, por lo tanto en éste caso la optimización de la parte aérea de *P. decompositum* fue a expensas del crecimiento del sistema radical.

AGUA

Los tratamientos de disponibilidad de agua solamente afectaron la TRClrp y TRClra, es decir que el crecimiento de la longitud tanto de la raíz principal como de las raíces adventicias es mejor cuando crecen bajo condición de capacidad de campo, debido a que la baja disponibilidad de agua en el suelo produce un déficit hídrico en todos los tejidos de las plantas alterando su crecimiento Timothy y Blake (1985).

DISCUSIÓN GENERAL

P. decompositum es una especie que crecen en sitios improductivos y sus características que, aunque varían en detalles o en mecanismo en relación con otras especies, representan adaptaciones similares de resistencia a las condiciones de productividad limitada (Grime 1982). Estas características incluyeron una tasa lenta de crecimiento, área foliar de duración prolongada, órganos de larga vida como su sistema radical (rizomas), almacenamiento de agua en las raíces y floración infrecuente.

La respuesta de las plantas de *P. decompositum* al grado de disponibilidad de recursos involucraron cambios compensatorios tanto fisiológicos como morfológico no tan marcados como los descritos para especies que crecen en sitios ricos en recursos, pero de alguna manera los cambios compensatorios estuvieron encaminados a maximizar la adquisición de estos (Chapin 1991, Hart 1988). Una de las principales respuestas evolutivas de la mayoría de las especies a la escasez de recursos que limitan el crecimiento (agua, nutrientes, luz) han sido las tasas de lento crecimiento que éstas presentan (Grime y Hunt, 1975).

En cuanto al patrón de asignación de biomasa presentado por *P. decompositum* parece ser más una respuesta relacionada a los modelos estacionales de crecimiento descritos por Mei Liu y colaboradores (1993).

El conocimiento adquirido en el presente trabajo permite cierta capacidad de pronóstico sobre resultados posteriores que pueden obtenerse en acciones tales como la reintroducción y cultivo. Todo ello si se considera la respuesta de *P. decompositum* a factores importantes que determinan su crecimiento como la luz.

Cuando las plantas crecen en mayor disponibilidad de luz producen más biomasa tanto aérea como radical, no obstante tienen el potencial de tolerar la sombra siempre y cuando la disponibilidad de agua en el suelo no sea un factor limitante. Este conocimiento hace

factible realizar las acciones descritas arriba directamente en campo. También es importante considerar que la especie de alguna manera responde a patrones estacionales en la asignación de recursos, por lo que es viable establecer el período de reintroducción y cultivo, para lo cual se debe considerar el período de lluvias.

CONCLUSIONES

- Las plántulas de *P. decompositum* producen mayor biomasa cuando crecen en mayor disponibilidad de luz.
- La biomasa de las plantas se ve restringida cuando crecen bajo menor disponibilidad de agua.
- El sistema radical de *P. decompositum* es menos sensible a los efectos de la luz y agua que la parte aérea.
- *P. decompositum* presentó una TRC de lento crecimiento, por lo que se puede considerar una especie tolerante a restricciones.
- En condiciones contrastantes de luz y agua, la tasa de asimilación neta (TAN) fue el parámetro más importante en la variación de la Tasa Relativa de Crecimiento (TRC) en plántulas de *P. decompositum*.
- El patrón de asignación de biomasa de *P. decompositum* parece estar relacionado a modelos estacionales de crecimiento.

BIBLIOGRAFÍA

Alarcón-Aguilar, F.J., Roman-Ramos,R., Jimenez-Estrada,M., Reyes-Chilpa,B. Gonzales-Paredes,B., Flores-Saenz,J.L. 1997. Effects of three Mexican medicinal plants (Asteraceae) on blood glucose levels in healthy mice and rabbits. *Journal of Ethnopharmacology*. 55: 171-177.

Ashton, P.M.S., Berylin, G: 1994. A comparison of leaf physiology and anatomy of *Quercus* (section *Erythrobalanus*, Fagaceae) species in different light environments. *American Journal of Botany* 81(5):589-597.

Barradas, V.L. 1991. Radiation regimen in a tropical deciduous forest in western Mexico. *Theoretical Applied Climatology* 44: 57-64.

Bloom, J.A., Chapin III, S.F., Mooney, A.H. 1985. Resource limitation in plants-an economic analogy. *Annual Review of Ecology and Systematic* 16:363-92.

Boot, R.G.A. 1989. The significance of size and morphology of roots systems for nutrient acquisition and competition. In: Lambert, H., Konings, H., Cambridge, M.L. and Pons, T.L. (eds), *Causes and consequences of variation in Growth rate and productivity of higher plants*, SPB Academic Publishing, The Hague, pp. 299-311.

Bradford, K.J., Hsiao, T.C. 1982. Physiological responses to moderate water steress. In: *Water relations and carbon assimilation*. Lange, O.L., Nobel, P.S., Osmond, C.B. and Ziegler (eds). Springer-Verlag Berlin Heidelberg, New York. pp. 263-323.

Bye, R. 1983. Vegetation and soil in E.R. Stoddart, R.L. Nostrand and J.P. West (eds.), *Borderlands Sourcebook, A guide to the literature on Northern Mexico and the American Southwest*. University of Oklahoma Press. Norman, OK. pp. 98-105.

Bye, R.A. Jr, 1986. Medicinal plants of the Sierra Madre: comparative study of Tarahumara and Mexican market plants. *Economic Botany* 40, 103–124.

Ceulemans, R. & Saugier, B. 1991. Photosynthesis. In: Raghavendra, A.S. (ed.). *Physiology of Trees*. New York: John Wiley and Sons. Pp. 21-50.

Chapin III, S.F. 1980. The mineral nutrition of wild plants. *Annual Review of Ecology and systematics* 11: 233-260.

Chapin III, S.F. 1991. Effects of multiple environmental stresses on nutrient availability and use. In: Mooney, A.H., Winner, E.W, Pell, J.E. and Chu, (eds). *Response of plants to multiple stresses*. Physiological Ecology series. Academic Press. San Diego. CA.

CONABIO. <http://www.conabio.gob.mx/biodiversidad/chih.htm?CHIHUAHUA>

Crick, J.C. and Grime, J.P. 1987. Morphological plasticity and mineral nutrient capture in two herbaceous species of contrasted ecology. *New Phytology* 107: 403-414.

Díaz, O.A. 1994. Analisis de crecimiento comparativo en tres poblaciones de *Amaranthus hypochondriacus*, en el Municipio de Chalco, Estado de México. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM. Pp. 61-67.

Eagles, C.F. 1967. The effect of temperature on vegetative growth in climatic races of *Dactylis glomerata* in controlled environments. *Annals of Botany* 31:31-39.

Fetcher, N., B. R. Strain and S. F. Oberbauer. 1983. Effects of light regime on the growth, leaf morphology and water relations of seedlings of two species of tropical trees. *Oecologia* 58: 314-319.

Fitter, A. H. and Hay, R. K. M. 1987. *Environmental Physiology of Plants*. London: Academic Press. p 420.

Fitter, A. H. 1991. The ecological significance of root system architecture: on economic approach. In: Atkinson, D. (ed.). Plant root growth. An ecological perspective. Oxford: Blackwell. pp. 229-243.

Fitter, A.H. and Stickland, T.R. 1991. Architectural analysis of plant root systems.II. Influence of nutrients supply on architecture in contrasting species. *New Phytol* 119: 383-389.

Flores, P. T. 2000. Disponibilidad de nutrimentos, diseño funcional de raíces y tasa de crecimiento en 39 especies de plántulas de la selva baja caducifolia de Chamela, Jalisco, México. Tesis de licenciatura. Facultad de ciencias. UNAM.

Garnier, E. 1991. Resource capture, biomass allocation and growth in herbaceous plants. *Trends in Ecology and Evolution* 6: 126-131.

Garnier, E., Koch, G.H., Roy, J. and Mooney, H.A. 1989. Responses of wild plants to nitrate availability relationships between growth rate and nitrate uptake parameters, a case study with two *Bromus* species, and survey. *Oecología* 79:542-550.

Geiger, R.D. and Servaites. 1991. Carbon allocation and response to stress.In: Mooney, A.H., Winner, E.W, Pell, J.E. and Chu, (eds). Response of plants to multiple stresses. Physiological Ecology series. Academic Press. San Diego. CA.

Grime, J.P. and Hunt R. 1975 Relative growth-rate: its range and adaptive significance in a local flora. *Journal of Ecology* 63: 393-422.

Grime, J.P. 1982, Estrategias de adaptación de las plantas y procesos que controlan la vegetación. México: Limusa. pp. 251.

Grime, J.P., Crick, J.C. and Rincón, E. 1986. The ecological significance of plasticity: in Jennings, D.H., Trewevas, A.J. (eds). Plasticity in plants. Cambridge: Company of Biologists. pp. 5-19.

Grime, J.P. and Campbell, B. D. 1991. Growth rate, habitat productivity, and plant strategy as predictors of stress response. In: Mooney, A.H., Winner, E.W, Pell, J.E. and Chu (eds). Response of plants to multiple stresses. Academic Press.

Hart, J. W. 1988. Light and plant growth. London: UNWIN HYMAN. 107 p.

Hilerio, R. M. 2001. Germinación comparativa de "Matarique" *P. decompositum*: (Asteraceae) procedente de dos poblaciones. Tesis de licenciatura. Facultad de Estudios Superiores Iztacala. UNAM. Pp. 34-40

Hsiao, T. C., Xu, L.K. 2000. Sensitivity of growth of roots versus leaves to water stress: biophysical analysis and relation to water transport. Journal of Experimental Botany 51(350): 1595-1616.

Huante, P., Rincón, E. 1998. Responses to light changes in tropical deciduous woody seedlings with contrasting growth rates. Oecologia 113: 53-66.

Huante, P., Rincón, E., Chapin III, F.S. 1998. Effect of changing light availability on nutrient foraging in tropical deciduous tree-seedlings. Oikos 82: 449-458.

Hunt, R. Y Nicholls, A. O. 1986. Stree and coarse control of growth and root-shoot partitioning in herbaceous plants. Oikos. 47: 149-158.

Hunt, R. 1990. Basic growth analisis. London: UNWIN HYMAN. Pp. 112.

Inman, D.W., Lou, J., King, R. S., and Raymond Cooper. 1996. Antihyperglucemic sesquiterpenes from *Psacalium decompositum*. Journal of Natural Products 62:1088-1092.

Jackson, R.B., Cadwell, M.M. 1989. The timing and degree of root proliferation in fertile-soil microsites for three cold-desert perennials. *Oecologia*. 81: 149-153.

Kamaluddin, M., Grace, J. 1993. Growth and photosynthesis of tropical forest tree seedlings (*Bischofia javanica* Blume) as influenced by a change in light availability. *Tree Physiology* 13:189-201.

Kozlowski, T. T., Kramer, P. J. & Pallardy, S. G. 1991. *The Physiological Ecology of woody plants*. San Diego, CA: Academic Press. p. 657.

Lambers, H., Chapin III, S.F., Pons, L.T. 1998. *Plant Physiological Ecology*. New York: Springer Verlag. Pp. 548.

Lehninger, A. L. 1994. *Bioquímica*. Ediciones Omega. S. A. . Barcelona pp. 619-621

Linares, E. and Bye, R. 1987. A study of four medicinal plant complexes of Mexico and adjacent United States. *Journal of Ethnopharmacology* 19:153-183.

Lloret, P.G., Casero, P.J., Navascués, J., Pulgarín, A. 1988. The effects of removal of the root tip on lateral root distribution in adventitious root of onion. *New Phytologist* 110: 143-149.

Loik, E.M. and Holl, D.K. 1999. Photosynthetic responses to light for rainforest seedlings planted in abandoned pastures, Costa Rica. *Restoration Ecology* 7(4):382-391.

Long, S. P., Hallgren, J. E. 1981. Measurement of CO₂ assimilation by plants in the field and the laboratory. In: COOMBS, J. et al. (eds). *Techniques in bioproductivity and photosynthesis*. Oxford: Pergamon Press. Pp. 62-94.

**ESTA TESIS NO SALE
DE LA BIBLIOTECA**

Marshall, B. and Porter, J.R. 1991. Plant soil relationships: acquisition of mineral nutrients by roots and from soil. In: J.R. Porter and D.W. Lawlor, (eds.). Plant Growth: Interactions with nutrition and environment. Cambridge University Press, England.

Mei Liu, Rui-Jun Li, Ming-yuan Liu. 1993. Adaptative responses of roots and root systems to seasonal changes. *Environmental and Experimental Botany* 33: 175-188.

Mooney, H.A. 1987. The impact of environmental stress on plant performance in Mediterranean climate ecosystems: Different levels of analysis. In Tenhunen, J., Catarino, F., Lange, O. and Oechel, W. (editors). Plant Response to stress. Functional Analysis in Mediterranean Ecosystems. NATO ASI ser. G, Ecol. Sci. 15: 611-668.

Mooney, H.A., Winner, W.E. 1991. Partitioning response of plants to stress. In: Mooney, A.H., Winner, E.W, Pell, J.E. and Chu, (eds). Response of plants to multiple stresses. Academic Press.

Mooney, H.A., Hobbs, R.J., Gorham, J., Williams, K. 1986. Biomass accumulation and resource utilization in co-occurring grassland annuals. *Oecologia* 70: 555-558.

Oren, R., Schulze, E-D., Matyssek, R., Zimmermann, R. 1986. Estimating photosynthetic rate and annual carbon gain in conifers from specific leaf weight and leaf biomass. *Oecologia* 70:187-193.

Pandey, B.N. and Sinha, R.P. 1979. effect of temperature on growth of *Crotalaria juncea* L. and *Crotalaria sericea* Retz. *Annals of Botany* 44: 685-691.

Pipen, R.W. 1968. Mexican "Cacalioid" genera allied to *Senecio* (Compositae). *Contributions from the United States National Herbarium* 34: 365-447.

Poorter, H. & Van der Werf, A. 1998. Is inherent variation in RGR determined by LAR at low irradiance and by NAR at high irradiance? A review of herbaceous species. In: *Inherent Variation in Plant Growth*. Leiden: Backhuys Publishers, Pp. 309-336

Poorter, H., Remkes, C., Lambers, H. 1990. Carbon and nitrogen economy of 24 wild species differing in relative growth rate. *Plant Physiology* 94: 621-627.

Poorter, H., Remkes, C. 1990. leaf area ratio and net assimilation rate of 24 wild species differing in relative growth rate. *Oecologia* 83: 553-559.

Poorter, H. 1989. Interspecific variation in relative growth rate: On ecological causes and physiological consequences. In: Lambers H, Cambridge ML, Koning H, Pons TL (eds) *Causes & Consequences of variation in growth rate and productivity of higher plants*, SPB Academic Publishing, The Hague, pp 159-174.

Rawson, H.M. and Turner, N.C. 1982. Recovery from water stress in five cultivars. I. Effects of timing of water applications in leaf area and seed production. *Australian Journal Plant Physiology*. 9: 437-448

Robinson, D. 1991. Strategies for optimizing growth in response to nutrient supply. *Plant Growth: Interactions with nutrition and environment*. In: J.R. Poorter and D.W. Lawlor (eds.). pp. 177-205. Society for Experimental Biology: Seminars series 43. Cambridge University Press, Cambridge.

Salisbury, F. B.; Ross, C. W. 1992. *Plant Physiology*. CA: Wadsworth Publishing Company. Belmont. p 682.

Schulze, E.D. 1991. Water and Nutrient interactions with plant water stress. In: Mooney, A.H., Winner, E.W, Pell, J.E. and Chu. (eds). *Response of plants to multiple stresses*. Academic Press.

Steinlein, T., Heilmeier, H., Schulze, E.-D. 1993. Nitrogen and carbohydrate storage in biennials originating from habitats of different resource availability. *Oecologia* 93:374-382.

Tschaplinski, T.J., and Blake, T.J. 1992. Effects of root restriction on growth correlations, water and senescence of alder seedlings. *Physiology Plantarum* 64: 167-176.

Van Rijn, P.E.C., De swart, A.M.E., De jong E.M.Y., Poorter, H. 1998. Variation in relative growth rate and growth traits in fifteen *Hordeum* species. In: Lambers, H., Poorter, H. & Van Vuuren, M.M.I. (eds.). *Inherent variation in plant growth; physiological mechanisms and ecological consequences*. Leiden: Backhuys Publishers. pp 592.

Vázquez-Yanes, C. y Orozco-Segovia, A. 1989. Ecological significance of light controlled seed germination in two contrasting tropical habitat. *Oecologia* 83:171-175.

Zobel , R. W. 1975. The genetic of root development. In: Torrey, J.G. and Clarkson, D.T. (eds). *The development and function of roots*. Academic Press. London.